UNIVERSITY OF HAWAII LIBRARY

ZEITSCHRIFT

FÜR INDUKTIVE ABSTAMMUNGS- UND

VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN UND GELEITET

VON

H. BAUER · E. HADORN · A. KÜHN · G. MELCHERS
F. OEHLKERS · K. PÄTAU · H. STUBBE

84. BAND 3. HEFT

MIT 61 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 3. MÄRZ 1952)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

SPRINGER-VERLAG

1952

Z. Vererbungslehre

Preis DM 26.60

Die **„Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre"** erscheint nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Manuskripte sind *unter Berücksichtigung der besonderen Arbeitsrichtung* an einen der nachstehenden Herausgeber zu senden:

Professor Dr. Hans Bauer, (23) *Wilhelmshaven, Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Anton-Dohrn-Weg,*

Professor Dr. Ernst Hadorn, Zürich (Schweiz), Zoologisches Institut der Universität, Künstlergasse 16,

Professor Dr. Alfred Kühn, (14b) *Hechingen, Max-Planck-Institut für Biologie, oder Tübingen, Zoologisches Institut, Hölderlinstraße 12,*

Professor Dr. Georg Melchers, (14b) *Tübingen, Max-Planck-Institut für Biologie, Corrensstraße 1,*

Professor Dr. Friedrich Oehlkers, (17b) *Freiburg i. Br., Botanisches Institut, Schänzlestraße 9—11,*

Professor Dr. Klaus Pätau, Department of Botany, Biology Building, University of Wisconsin, Madison 6 Wis. USA.,

Professor Dr. Hans Stubbe, (19b) *Gatersleben (Bezirk Dessau), Institut für Kulturpflanzenforschung.*

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig innerhalb dieses Zeitraumes zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Von jeder Arbeit werden 75 Sonderabdrucke unentgeltlich geliefert.

Dissertationen und Habilitationsschriften werden als solche nicht in die Zeitschrift aufgenommen. Ist eine in die Zeitschrift aufgenommene Arbeit als Dissertation oder Habilitationsschrift von einer Fakultät angenommen, darf dies durch eine Fußnote vermerkt werden. Mit allen für eine Dissertations- oder Habilitationsschrift notwendigen Sonderausstattungen (besonderer Titel, Lebenslauf usw.) befaßt sich der Verlag grundsätzlich nicht, er stellt jedoch den Doktoranden bzw. Dozenten den Satz zur Verfügung zwecks Anfertigung der Dissertations- bzw. Habilitationsexemplare.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz für Originalabhandlungen und kleinere Mitteilungen von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen.

Alle Korrekturen sind an

Professor Dr. Georg Melchers, (14b) *Tübingen, Max-Planck-Institut für Biologie, Corrensstraße 1,*

alle die Zeitschrift betreffenden geschäftlichen Mitteilungen an den

Springer-Verlag, (17a) *Heidelberg, Neuenheimer Landstraße 24,*

zu senden.

Die geschäftsführenden Herausgeber:

G. Melchers
H. Stubbe

Berlin W 35
Reichpietschufer 20
Fernsprecher: 24 92 51

Vertriebsvertretung im Ausland:

Lange, Maxwell & Springer Ltd., 41—45 Neal Street, London W. C. 2

Inhaltsverzeichnis auf Seite III

Zeitschrift für indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 84, S. 133—163 (1952).

Aus dem Zoologisch-vergleichend Anatomischen Institut der Universität Zürich.

BEITRAG ZUR KENNTNIS DER *DROSOPHILA*-FAUNA VON SÜDWEST-EUROPA*.

Von

E. Hadorn, H. Burla, H. Gloor und F. Ernst.

Mit 26 Textabbildungen.

(Eingegangen am 4. September 1951.)

Inhalt.

Seite

I. Allgemeiner Teil 133
1. Einleitung 133
2. Technik des Sammelns 135
3. Wahl der Fangplätze 135
4. Beeinflussung der Fänge durch verschiedene Köder 136
5. Einfluß der Tageszeit 138
6. Einfluß der Temperatur 142
7. Unterschiede in lokalen Biotopen 142
8. Verteilung in uniformen Biotopen 145
9. Beeinflussung der Erträge durch intensives Sammeln 146
II. Die Ergebnisse der einzelnen Fangplätze 147
III. Zur Verbreitung und Häufigkeit der Arten 153
Zusammenfassung 162
Literatur 163

I. Allgemeiner Teil.

1. Einleitung.

Die Gattung *Drosophila* gewinnt zunehmend an Bedeutung für die Evolutionsforschung. Parallel damit geht eine Intensivierung der systematischen und faunistischen Bearbeitung des kosmopolitischen und artenreichen Genus.

Im Gebiet von Europa darf bis heute lediglich die Schweiz in bezug auf die *Drosophila*-Fauna als erforscht gelten (Burla 1951). In der Absicht, die Fauna benachbarter Länder mit den Verhältnissen in der Schweiz zu vergleichen, unternahmen wir in der Zeit vom 28. August bis 8. Oktober 1950 eine Sammelreise nach Frankreich, Spanien und Portugal. In diesen Ländern wurde bisher noch nie in größerem Umfang gesammelt, so daß die vorliegende Arbeit eine erste Übersicht über die *Drosophila*-Fauna von Südwest Europa vermitteln dürfte. Unsere Ergebnisse sind naturgemäß bedingt durch die besonderen jahreszeitlichen Verhältnisse von Klima, Vegetation und Faunazusammensetzung, durch die Witterung, die während unserer Sammeltätigkeit an den einzelnen Fangplätzen verschieden war und schließlich durch die Verwendung verschiedener Köder, die in ihrer Wirkung nicht einheitlich sind.

Die Reiseroute mit ihren 28 Fangplätzen ist in Abb. 1 eingetragen. An jedem Platz wurde während höchstens 2 Tagen gesammelt. Außer der Bestimmung aller an jedem Platz gefangenen Arten und ihrer relativen Frequenz versuchten

* Ausgeführt mit Unterstützung der Georges und Antoine Claraz-Schenkung.

wir Daten über Flugzeiten, Köderwahl und Geschlechtsverteilung zu gewinnen. Zudem interessierten wir uns für die Art und Weise, wie sich die verschiedenen Arten eines Fanggebietes auf die unterschiedlichen Klein-Biotope verteilen. Eine neuentdeckte Art wird in einer besonderen Publikation beschrieben (Burla und Gloor 1951). Andere, ebenfalls neue Arten wurden nur in Einzelexemplaren gefangen; mit ihrer Beschreibung soll zunächst zugewartet werden, bis ein größeres

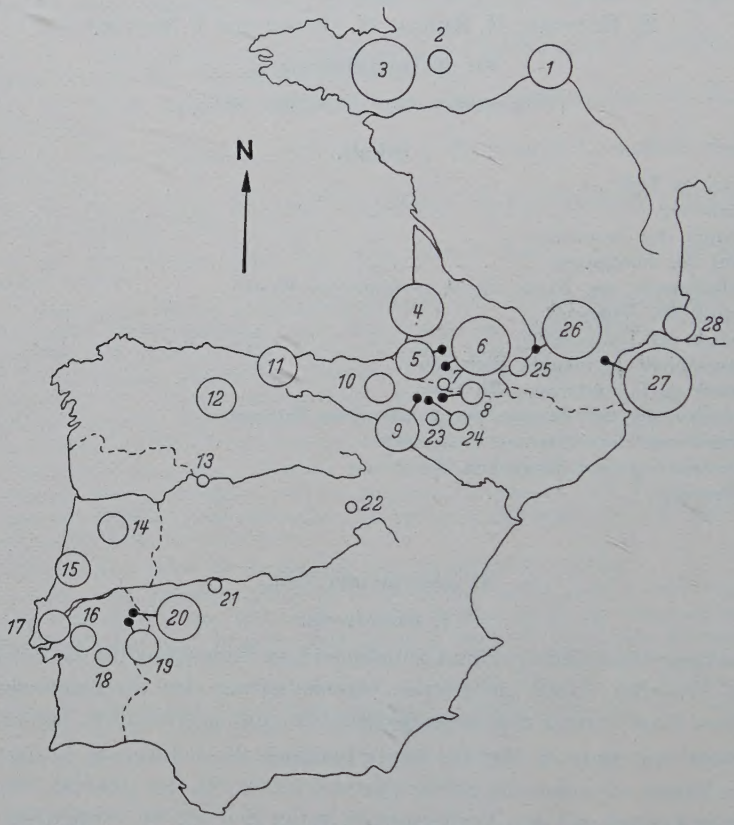


Abb. 1. Fangplätze 1—28, vgl. Tabelle 8 und 9. Die Zahlen der gefangenen Individuen an jedem Fangplatz sind durch die Größe der Kreisflächen dargestellt.

Sammelmaterial zur Verfügung steht. Von *D. subobscura*, von der bekannt ist, daß sie sich durch einen hohen Grad an Inversionspolymorphismus auszeichnet, wurden genügend große Proben zur Untersuchung der Speicheldrüsen-Chromosomen an unsere Mitarbeiterin Fräulein E. Zollinger, Zürich, gesandt. Die betreffenden Ergebnisse sollen in einer selbständigen Arbeit in dieser Zeitschrift veröffentlicht werden.

Die Durchführung der Sammelreise wurde uns von der Georges und Antoine Claraz-Schenkung ermöglicht. Wir danken dem Kuratorium für die uns gewährte Unterstützung.

Verbindlichen Dank für die entgegenkommende und wertvolle Hilfe schulden wir auch Herrn Prof. Dr. J. M. Albareda, Generalsekretär des Consejo Superior

de Investigaciones Cientificas in Madrid, sowie den Herren Kollegen Dr. A. Camara und Dr. L. A. Coutinho von der Estação Agronómica Nacional in Sacavem (Lissabon).

2. *Technik des Sammelns.*

Die gesammelten Fliegen wurden stets am Fangplatz bearbeitet. Bei frisch narkotisiertem Material erleichtert die natürliche Pigmentierung die Bestimmung. Dies ist besonders vorteilhaft für die Artunterscheidung innerhalb der *obscura*-Gruppe.

Als Köder dienten Äpfel, Birnen, Pfirsiche, Trauben, Feigen, Bananen, Melonen, Brombeeren, Holunder und Hagebutten. Die Früchte wurden zerstampft und mit einer Aufschwemmung von Hefe durchsetzt. Wir führten 40 Eimer mit und bedeckten den Boden dieser 5-Liter-Gefäße mit $^1/_2$—1 Liter der Ködermasse. Am Fangplatz wurden die Eimer über ein Gebiet von etwa 1 ha verteilt. Abends und morgens, d. h. während der Hauptaktivitätszeiten der Fliegen, wurde in der Regel jeder Eimer in halbstündigen Intervallen abgefangen. Tagsüber finden sich meist nur sehr wenige Tiere am Köder ein; wir verzichteten daher entweder ganz auf das Sammeln oder kontrollierten die Eimer nur in ein- bis mehrstündigen Zeitabständen. Nach den günstigen Erfahrungen, die Patterson (1943) und Burla (1951) mit der Eimermethode gemacht hatten, beschränkten wir uns auf dieses bewährte Fangverfahren.

3. *Wahl der Fangplätze.*

In der Auswahl der Fangplätze ließen wir uns durch folgende Prinzipien leiten:

a) Beschränkung auf Wildbiotope. Wir wählten die Fangplätze in der Regel so, daß ein Zuflug von „Kulturbiotop-Arten" (Burla 1951) von menschlichen Siedlungen aus nicht in Frage kommen konnte. Unser Fangmaterial sollte vielmehr repräsentativ sein für die „Wildbiotop-Arten" eines Gebietes. Darunter sind solche Arten zu verstehen, die ihre Populationen unabhängig von menschlichen Siedlungen bilden. Von diesen Arten darf angenommen werden, daß sie sich von Wildfrüchten, Wildbeeren und Pflanzensäften nähren und auch die ungünstigen Jahreszeiten in der freien Natur überstehen.

b) Bevorzugung der Randgebiete größerer, zusammenhängender Wälder. Die meisten paläarktischen *Drosophila*-Arten sind typische Waldrand- oder Waldtiere. Da wir fast ausnahmslos das Fangzentrum am Waldrand wählten, dürften die Fänge bezüglich Artenreichtum optimale Aufschlüsse geben. Immerhin wurden auch stets Eimer im Waldinnern und im freien Feld aufgestellt.

c) Mannigfach gemischte örtliche Vegetation. Erfahrungsgemäß sind reich gemischte Vegetationsverbände von zahlreicheren Arten besiedelt als homogene Pflanzenbestände. Es ist daher zweckmäßig, einen Fangplatz zu wählen, wo die verschiedensten Bäume und Sträucher gemischt vorkommen. Solche Stellen finden sich dort, wo Feld, Hecken, Wald und Wasser aneinander grenzen. Die meisten unserer Fangplätze des Mischwaldgebietes genügten diesem Kriterium.

d) Uniforme örtliche Vegetation im artenarmen Vegetationsgebiet. In den von unserer Sammelreise berührten Ländern gibt es ausgedehnte Regionen, die sich durch uniforme Vegetation auszeichnen. Es sind dies z. B. die Küstenebenen

der „Landes" (Südwest-Frankreich) mit *Pinus maritima* oder die lichten Bestände von Korkeichen *(Quercus suber)* bzw. Steineichen *(Quercus ilex)* im Binnenland der Pyrenäenhalbinsel. Da in solchen Gebieten die einzigartige Möglichkeit besteht, festzustellen, welche und wie viele *Drosophila*-Arten unter derartig homogenen ökologischen Bedingungen vorkommen, wählten wir als Fangplatz jeweils eine Stelle, wo die Uniformität der Vegetation besonders rein verwirklicht ist. Die festgestellten Arten dürfen dann als repräsentativ für den betreffenden Vegetationstyp gelten.

4. Beeinflussung der Fänge durch verschiedene Köder.

Soweit bekannt, lassen sich alle europäischen *Drosophila*-Arten durch Fruchtköder anlocken. Burla (1951) hat bei zahlreichen Streiffängen niemals eine Art festgestellt, die nicht mit Köder ungleich häufiger gefangen worden war. Selbst Arten, deren Larven häufig in Pilzen leben, suchen Fruchtköder auf. Die von uns verwendeten Köder sind daher das sicherste Mittel, um aufschlußreiche Informationen über den Artenbestand eines Gebietes zu gewinnen. Die folgenden Ausführungen werden nun allerdings zeigen, daß Köder verschiedener Zusammensetzung für die einzelnen Arten verschiedene Lockkraft haben.

a) Köderversuch I. Wald von Teillay (Bretagne); Platz 3, (S. 147). Es wurden an 5 Stellen je 4 verschiedene Fruchtköder ausgestellt. Die Eimer wurden gleichmäßig am 4. 9. 50 abends je 3mal, am 5. 9. 50 morgens je 2mal abgefangen. In der Tabelle 1 sind die Gesamtfänge zusammengestellt.

In quantitativer Hinsicht ergaben sich starke Unterschiede in der Lockstärke. Weit überlegen war der Mischköder, der aus Früchten des natürlichen Biotopes zusammengestellt wurde (Brombeeren, Holunder, Hagebutten, Weiß- und Schwarzdorn usw.). Als relativ wirksam erwies sich der reine Bananenbrei. Schwächer wirkten zerquetschte Brombeeren und ausgesprochen schlecht lockten die Äpfel. Da der Gärungszustand der verschiedenen Köder kaum überall gleich gewesen ist, sollten die Unterschiede nicht überschätzt werden.

Tabelle 1. *Köderversuch I. Wald von Teillay (Bretagne) Platz Nr. 3.*

	Äpfel frisch mit Hefe 15 Eimer		Mischköder aus Wildfrüchten 5 Eimer		Brombeeren mit Hefe 5 Eimer		Bananen alt 5 Eimer	
	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
guyénoti	—	—	7	1	—	—	16	4
melanogaster . .	4	1	10	1	—	—	9	2
subobscura . . .	344	72	557	65	145	70	131	36
obscuroides . . .	24	5	30	3	8	4	29	8
bifasciata	7	2	8	1	1	—	10	3
tristis	41	9	70	8	14	7	90	25
helvetica	16	3	119	14	23	11	20	6
kuntzei	9	2	11	1	3	1	13	3
phalerata	31	7	53	6	14	7	42	11
pallida	—	—	10	1	3	1	4	1
diverse	1	—	2	—	—	—	3	1
Total	477	—	877	—	211	—	367	—
je Eimer	32	—	175	—	42	—	73	—
Artenzahl	9	—	12	—	8	—	12	—

Von besonderem Interesse sind die qualitativen Unterschiede im Fangerfolg bei den verschiedenen Ködern. Einige Arten zeigen zwar keine Vorliebe für einen besonderen Köder. Zu ihnen gehören *D. obscuroides*, *D. bifasciata*, *D. kuntzei* und wahrscheinlich auch *D. subobscura*. Dagegen reagieren ausgesprochen spezifisch *D. tristis* und *D. guyénoti* auf Bananen; dasselbe gilt, wenn auch in schwächerem Maße, für *D. phalerata*. Bemerkenswert ist außerdem das Fehlen von *D. pallida* und *D. guyénoti* auf Äpfeln, sowie von *D. melanogaster* auf Brombeeren.

b) Köderversuch II. Wald bei Châteauneuf (Orléans), Platz 1 (S. 147). Da hier die Fangbedingungen in bezug auf Zeit und Ort nicht für alle Eimer so gleichmäßig waren wie in Versuch I, verzichten wir auf eine vollständige Wiedergabe aller Fangzahlen. Die Hauptergebnisse sind in Abb. 2 dargestellt. Sie bestätigen die in der Bretagne an Platz 3 erhobenen Befunde insofern, als *D. guyénoti* und *D. tristis* viel häufiger Bananen als Äpfel anfliegen. Unter 690 Individuen der Äpfelfänge befand sich nicht eine einzige *D. guyénoti*, während sich in Bananeneimern 21 Exemplare dieser Art unter nur 153 Fliegen einstellten. Auch *D. helvetica* bevorzugte den Bananenköder. Gute Ergebnisse, sowohl bezüglich Lockstärke wie Artenreichtum, erzielten wir an diesem Fangplatz, ähnlich wie im Versuch I, mit Mischköder.

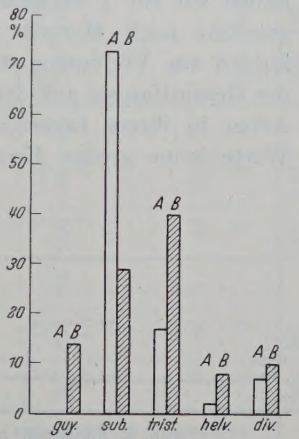


Abb. 2. Köderversuch II. Vergleich von Äpfeln (*A*) und Bananen (*B*). Prozentuale Häufigkeit für *D. guyénoti*, *subobscura*, *tristis*, *helvetica* und diverse andere Arten. Total der Fliegen auf *A* 690, auf *B* 153.

c) Hinweise auf gute Köderzusammensetzung. Versuch I und II, die am Anfang der Reise durchgeführt wurden, sollten uns Aufschluß über die beste Köderme thode geben. Sie zeigen, daß Mischköder besonders wirkungsvoll sind, daß überdies bestimmte Arten mit Vorliebe Bananen angehen. Aus anderen Vergleichsfängen ging hervor, daß Melonen ähnlich artenreiche Fänge wie Bananen liefern und daß Feigen quantitativ gute Resultate ergeben. Im einzelnen gibt es keine Art, die nur auf einen Köder spezialisiert wäre oder die einen bestimmten Fruchtköder absolut meiden würde. Dagegen kann die relative Frequenz der einzelnen Arten stark beeinflußt werden. Bei spärlichen Fängen können sich daraus falsche Schlüsse bezüglich des Nicht-Vorkommens seltener Arten ergeben. Am erfolgreichsten und sichersten wird man die *Drosophila*-Fauna eines Gebietes erfassen, wenn Mischköder hergestellt werden, die möglichst viele Früchte enthalten. Darunter sollten vertreten sein: 1. einheimische Wildfrüchte wie Kleinbeeren, Holunder usw., 2. einheimische und ausländische Kulturfrüchte wie Stein- und Kernobst, Trauben, Feigen, Melonen und Bananen. Eine Durchmengung der Mischung mit Hefe ist unerläßlich; nur wenn der Köder stark gärt, wirkt er optimal. Da die Gärung schon nach 2—3 Tagen zurückgeht, muß man auf einer Sammelreise stets neuen Köder zubereiten. Im übrigen decken sich unsere Erfahrungen weitgehend mit den Angaben, die W. P. Spencer (1950) zusammengestellt hat.

5. Einfluß der Tageszeit.

Ausnahmslos gilt für alle *Drosophila*-Arten des europäischen Faunengebietes, daß sie in größerer Zahl die Köder nur morgens und abends anfliegen. Die nachfolgend beschriebenen Fangversuche hatten zum Ziel, die Zeitdauer dieser Aktivitätsperioden genauer zu erfassen und allfällige artspezifische Unterschiede festzustellen.

a) Summarischer Vergleich zwischen Morgen- und Abendfängen. In der Tabelle 2 haben wir für 7 verschiedene Plätze die Individuenzahl verschiedener Arten, getrennt nach Morgen- und Abendfängen, angegeben. Wo genügend große Zahlen zur Verfügung stehen, wurde für jede Art berechnet, wieviel Prozent des Gesamtfanges auf den Morgen entfallen (%M). Stimmen die verschiedenen Arten in ihrem tageszeitlichen Verhalten überein, dann dürfen diese %M-Werte keine großen Unterschiede zeigen, da ja die Fangbedingungen für alle

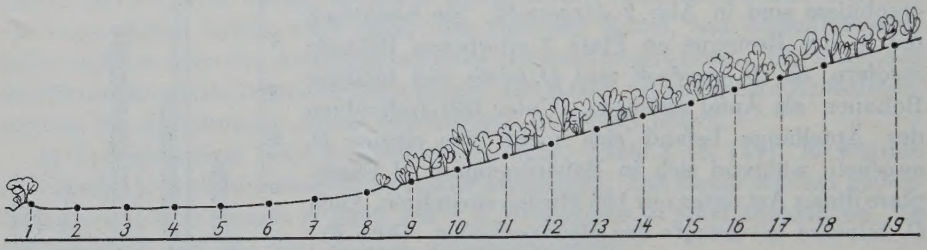


Abb. 3. Fangprofil am Platze Oloron (Nr. 6). *1—19* Standorte der Fangeimer.

Arten gleich sind. Nun zeigt sich, daß einzelne Arten häufiger am Morgen, andere häufiger am Abend gefangen wurden. Es wurde unter anderem folgendes festgestellt:

D. tristis ist eine ausgesprochene Morgenart. Sie ist in allen Morgenfängen viel stärker vertreten als in den entsprechenden Abendfängen.

D. melanogaster erweist sich als typische Abendart. Fast ausnahmslos ist ihr prozentualer Anteil am Morgen (%M) tiefer als bei allen übrigen Arten.

Die anderen Arten stehen zwischen diesen Extremen. Starke Abendwerte ergeben sich für *D. subobscura*; relativ hohe Morgenwerte sind charakteristisch für *D. obscuroides*, *bifasciata*, *kuntzei* und *D. phalerata*. Auffallend ist sodann das extreme Überwiegen von *D. pallida* im Morgenfang von Pombal. *D. tsigana* wurde mit einer Ausnahme nur am Morgen festgestellt; doch ist die Gesamtzahl zu klein, um gesicherte Schlüsse ziehen zu können.

b) Genauere Feststellungen über den Tagesrhythmus einzelner Arten. Am Platze Oloron (Nr. 6, S. 149) stellten wir 18 Eimer mit je 10 m Abstand auf. Das Fangprofil ist in Abb. 3 dargestellt. Es reicht von einer kleinen Hecke, in der vereinzelte Eichen stehen (Platz 1) über freies, baum- und strauchloses Weideland (Platz 2—8) hinein in einen typischen Eichen-Laubmischwald (Platz 9—18). Die Eimer wurden vormittags und abends in 1stündigen, nachmittags in 2stündigen Abständen möglichst vollständig abgefangen. Die Fänge von 7 bis 20 Uhr wurden am 3. 9. 50 durchgeführt. Während des ganzen Tages war der Himmel gleichmäßig leicht bedeckt und die Temperatur konstant. Am 4. 9. wurde zur Ergänzung noch ein Frühfang (6.45 Uhr) durchgeführt.

Die Ergebnisse sind in der Tabelle 3 dargestellt. Wir diskutieren sie hier nur in bezug auf das tageszeitliche Verhalten; später treten wir eingehender auf die Verteilung innerhalb der verschiedenen Biotope ein (S. 142).

D. melanogaster ist an diesem Fangplatz schwach vertreten. Eine deutliche Tagesperiodizität ist an dem gleichmäßig bewölkten Tage nicht festzustellen. Während der Mittagsstunden kommt es nicht zu dem für andere Arten charakteristischen Abfall.

D. subobscura zeigt eine ausgesprochene Tagesperiodizität mit einem Morgenmaximum von 8—9 Uhr und einem Abendmaximum von 18 bis 19 Uhr. Während der Mittagszeit sinken die Fangzahlen stark ab. Dies gilt sowohl für das freie Feld wie für den Wald. Im Wald erscheinen die Fliegen morgens 1—2 Std später als im Freien und abends verschwindet *D. subobscura* im Wald früher als im Feld. Das unterschiedliche Verhalten weist darauf hin, daß die Helligkeit entscheidend ist für die Flugaktivität, denn die Maxima liegen morgens und abends in den Stunden geringer Tageshelligkeit. Abends mit eintretender Dunkelheit verschwinden alle *Drosophila*-Arten aus dem Bereich der Köder.

D. obscuroides und *D. bifasciata* verhalten sich gleich. Wie andere Wildarten erscheinen sie als Frühaufsteher und sind in Morgenfängen relativ stärker vertreten als z. B. *D. subobscura*. Der Abfall über Mittag kommt wegen des Fehlens eines starken Abendmaximums nicht so stark zur Geltung.

D. tristis erscheint auch in dem vorliegenden Profilfang vorwiegend am Morgen (vgl. S. 138).

Tabelle 2. *Vergleich verschiedener Morgen- (M) und Abendfänge (A).* (Mittlere Temperatur.) Sammelzeiten für M: 7—9 Uhr, für A: 16—20 Uhr.

	Châteauneuf Nr. 1			Teillay Nr. 3			Orthez Nr. 5			Oloron Nr. 6			Visen Nr. 14			Pombal Nr. 15			Fontfroide Nr. 27			Total		
	M 15°	A 20°	% M	M 16°	A 20°	% M	M 15°	A 22°	% M	M 16°	A 22°	% M	M 14°	A 20°	% M	M 14°	A 21°	% M	M 17°	A 20°	% M	M	A	% M
guyénoti	8	13	—	15	8	—	13	—	—	12	11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	48	32	60
melanogaster	5	29	15	4	19	—	119	157	43	34	36	49	2	12	—	3	15	—	352	379	84	519	747	41
subobscura	242	416	37	540	640	46	149	264	36	459	363	56	82	287	22	206	309	40	783	400	66	2461	2679	48
obscuroides	—	—	—	53	39	58	2	—	—	32	10	76	9	16	—	2	3	—	—	—	—	98	68	59
bifasciata	2	2	—	16	10	—	13	19	—	30	12	72	1	4	—	—	—	—	—	—	—	62	47	57
tristis	124	84	60	173	42	81	14	6	—	137	37	79	—	—	—	—	—	—	2	—	—	448	169	73
helvetica	31	15	67	90	93	49	21	16	57	38	23	62	—	—	—	—	—	—	—	—	—	180	147	55
kuntzei	4	—	—	24	19	56	4	—	—	145	106	58	—	—	—	—	—	—	—	—	—	177	125	59
phalerata	10	8	—	90	59	60	5	2	—	43	46	48	5	24	—	49	20	71	1	—	—	202	159	56
testacea	10	1	—	—	—	—	2	—	—	31	24	56	—	—	—	—	—	—	1	—	—	44	25	64
pallida	1	—	—	7	10	—	—	—	—	1	1	—	9	8	—	51	2	96	389	207	65	458	228	67
tsigana	—	—	—	—	—	—	2	—	—	20	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22	1	96
Total	437	568		1012	939		344	464		982	380		108	351		311	349		1528	986		4719	4427	

Tabelle 3. *Profilfang bei Oloron (Nr. 6).*

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
6.45																			5	2	3	1	6	1	5	6	1	2	2					1	1	1
7	1	1	1			1	1		1										3	8	3	7	10	10	8	14		2					1			
8	1	1				2			2							1			10	9	8	7	10	10	4	8	14	6	3	4	2		4	1	4	1
9							1												6	1	4	2			7	12	4	17	3	6	3	1	1	1	4		2
10	2							1	2										1							1	2		1	1	1			3		
11	1			2				2								1									1		4								
12	1						1				1														1		3						1	2		1
14																	2		3										1	1				1		1
16	1		1																			1		3	1				5		2	2		1	2	1
17				1				1	1										1	4	1	7	3	2	15	1	1		12				2	1	2	
18					1					1									1	3	12	4	6	8	3	2	4	10	5			1		4	2	4
19																			2	2	11	4	5	11	13	13	4		6		1	1	2		2	1
20	1								1																											
	Melanogaster																		*Subobscura*																	
6.45			2								3										2			1		1	1	2	2							
7								2	1										1		1	3	3	2	4		2		1		1	5	1	1		
8	1		1				1		3	1	1	2				3	1	3	4		2			2	2	3	1				1			1	2	1
9									2		1						1	2	2					1		1	1				1			2		1
10									1		1																1								1	
11									2			1					1																		1	
12									1						1			1									3									
14														1																						
16												1															2		1					1		
17																	1	1											1							
18											1															1		1								
19								1									1												1						1	
20																																				
	Obscuroides und Bifasciata																		*Tristis*																	
6.45												1																2	3	1	2			5	1	
7		1	1				1							1												4		1			1		3	4		1
8				1	1				1				1					2							1	2	1	5	3		13	2	4	5	1	1
9																	1										1	2			5	3	2			2
10									1																		1	1			3			2	1	
11									1																		1				2		1		5	
12																	2												1		2			1	2	
14																			1									1	1	1	4	1	1		3	1
16																											2		1			3	2		4	1
17		1				1					1																		1	1		2	3	4	2	
18			1			1					2																		1	2	3		1	3	3	
19		1							1							1						1					1			2	3	2	1	2	3	2
20																															1					
	Helvetica																		*Kuntzei*																	
6.45												3	2		4		4																	1	1	
7																1	1										1						1	3		
8													2			3	1										2			2	1	1	1	2		
9										1			1			3														5						
10											1		2		2		1									1				3		2				
11													2	1	1		2											1		1			1			1
12																	1																3			
14	1												2		2															1				1	1	
16													1				1	2												1				1	1	
17															2	2	1										1				2		2			
18								1				1	1		2	3	6												1	1				3		
19												2		1		1		1							1	1					1			2		
20	1																					1														
	Phalerata																		*Testacea*																	

1—18 Horizontal: Standorte der Fangeimer (Abb. 3). 6.45—20 Uhr Vertikal: Fangzeiten. Die unterbrochene Linie zwischen Platz 8 und 9 bezeichnet die Waldgrenze. Links davon freies Feld, rechts Wald (Abb. 3).

D. helvetica scheint sich — soweit sich dies aus den geringen Fangzahlen schließen läßt — ähnlich wie *D. subobscura* zu verhalten.

D. kuntzei, *D. phalerata* und *D. testacea* sind typische Waldarten. Eine Tagesperiodizität scheint bei *D. kuntzei* und *D. phalerata* nicht vorzuliegen.

c) Tageszeitliche Verschiebungen im Geschlechtsverhältnis. In den Abb. 4—6 sind Fangkurven für die beiden Geschlechter von *D. subobscura* und zum Teil für *D. melanogaster* aufgetragen. Die tageszeitlichen Veränderungen im Geschlechtsverhältnis sind für *D. subobscura* außerordentlich stark im Fang an einem kalten Morgen, bei Pombal (Abb. 6). Mit zunehmender Helligkeit und steigender Temperatur verschiebt sich das Geschlechtsverhältnis zugunsten der Weibchen. Dieselbe Tendenz, wenn auch weniger ausgeprägt, zeigt sich im Fang an einem warmen Morgen, bei Berdun (Abb. 4). Das *D. subobscura*-Männchen erscheint somit früh und verschwindet mittags früher als das Weibchen. Auch abends ändert sich das Geschlechtsverhältnis mit der Fangzeit (Abb. 4 und 5). Die größten Unterschiede bestehen zur Hauptfangzeit.

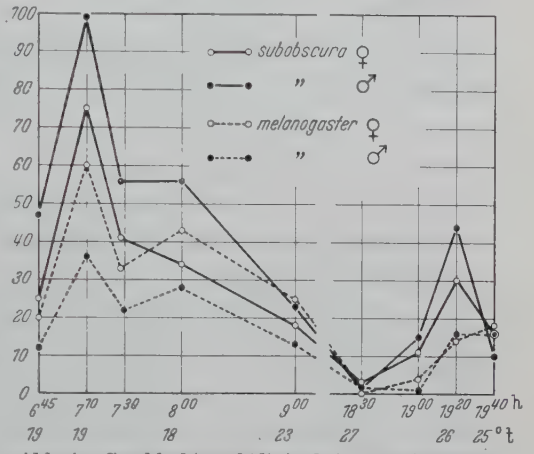


Abb. 4. Geschlechtsverhältnis bei *D. melanogaster* und *D. subobscura*, beobachtet in Fängen bei Berdun (Nr. 9). Ordinate: Anzahl Individuen, Abszisse: Tageszeit und Temperatur.

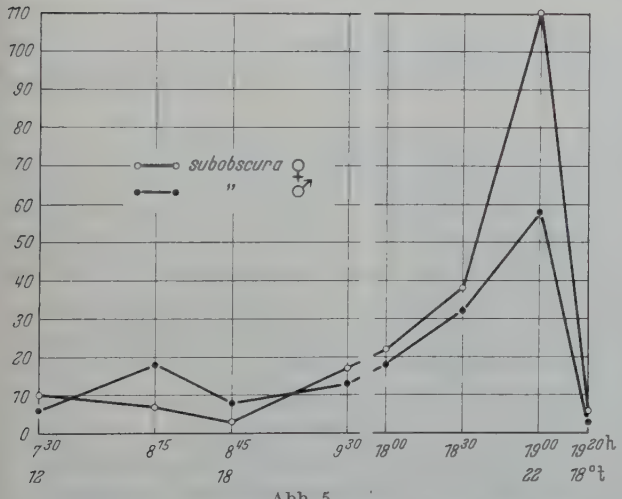


Abb. 5.

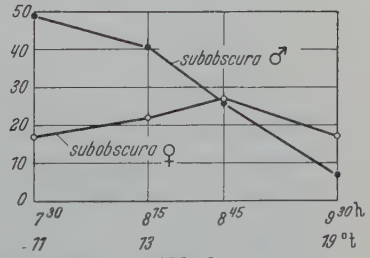


Abb. 6.

Abb. 5. Geschlechtsverhältnis bei *D. subobscura*, beobachtet in Fängen bei Viseu (Nr. 14). Ordinate: Anzahl Individuen, Abszisse: Tageszeit und Temperatur.

Abb. 6. Geschlechtsverhältnis bei *D. subobscura*, beobachtet in Fängen bei Pombal (Nr. 15). Ordinate: Anzahl Individuen, Abszisse: Tageszeit und Temperatur.

Für *D. melanogaster* liegen nur die Ergebnisse von Berdun (Abb. 4) vor. Sie zeigen im Gegensatz zu den *D. subobscura*-Fängen keine Unterschiede. Die Kurven verlaufen für beide Geschlechter parallel. Gegenüber *D. subobscura* zeigt *D. melanogaster* als Abendart (S. 138) ein tageszeitlich späteres Maximum. Obwohl sich unsere Befunde nur auf wenige Plätze beziehen, deren Erträge zudem durch

die zufälligen Wetterbedingungen des Fangtages beeinflußt werden, ergibt sich doch, daß bei *Drosophila*-Fängen tageszeitliche Veränderungen im Geschlechtsverhältnis zu berücksichtigen sind.

d) Zusammenfassung. Die mitgeteilten Erfahrungen weisen darauf hin, daß sich die Zusammensetzung des im Köderversuch feststellbaren Artgemisches im Laufe eines Tages stark ändert. Die verschiedenen Arten und Geschlechter haben ihre eigenen tageszeitlichen Aktivitätsperioden.

6. Einfluß der Temperatur.

Wir haben im Abschnitt II für sämtliche Plätze die Temperatur zur Fangzeit angegeben. Die Fangzahlen zeigen, daß größere Fänge nur bei Temperaturen über 18° möglich sind. Vereinzelte Fliegen erscheinen allerdings bereits bei 6—10°. Die Fänge an den Plätzen Nr. 2, 8, 14, 15, 18, 23 haben ergeben, daß mindestens *D. subobscura* bei recht tiefen Temperaturen aktiv ist. Ein Vergleich von Abb. 4 mit Abb. 5 läßt andererseits deutlich erkennen, daß auch diese Art stark auf Temperaturen reagiert. Bei Berdun (Abb. 4) übersteigt der Ertrag am warmen Morgen bei weitem den am Abend. In Viseu, mit tiefer Morgentemperatur, überwiegt dagegen der Abendfang sehr stark den spärlichen Morgenertrag.

Im allgemeinen mußten wir die Erfahrung machen, daß der Erfolg unserer Sammelreise, soweit sie die Gebiete des iberischen Binnenlandes berührte, durch die tiefen Morgentemperaturen der fortgeschrittenen Jahreszeit beeinträchtigt wurde. Die günstigste Jahreszeit wäre in diesem Gebiet wohl der Monat August gewesen.

7. Unterschiede in lokalen Biotopen.

An verschiedenen Sammelplätzen wurde untersucht, wie sich Kleinbiotope auf die Fangergebnisse auswirken.

a) Profilfang von Oloron (Nr. 6, Abb. 3 und Tabelle 3). Aus dem auf S. 138 besprochenen Tagesfang geht hervor, daß *D. kuntzei*, *phalerata* und *testacea* Waldarten sind. Vorwiegend im Walde wurden auch *D. obscuroides* und *bifasciata* gefangen. *D. subobscura* dagegen zeigt eine völlig andere Verteilung. Diese Art wurde morgens und abends hauptsächlich im freien Feld gefangen. Tiefer im Wald wird sie seltener. Wo sich die Fliegen des freien Feldes während der Mittagszeit und in der Nacht befinden, wissen wir nicht. Daß sie im Feld verborgen bleiben, ist unwahrscheinlich, denn in zahlreichen Streiffängen in der Wiese des Fangplatzes Oloron wurden zwar Hunderte von *Scaptomyza graminum*, aber kein einziges *Drosophila*-Individuum festgestellt. Wir müssen uns eher vorstellen, daß einige Arten zur Zeit der Hauptflugaktivität vom Waldrand und von freistehenden Gehölzen aus über das freie Feld schwärmen und über Mittag und Nacht wieder in den Schutz von Gehölzen zurückkehren. Das aktive Anfliegen von Waldrändern ist auch von anderen Insekten bekannt, so z. B. von *Melolontha*.

D. helvetica und *D. tristis* befliegen das freie Feld ähnlich wie *D. subobscura*.

Anders scheint sich *D. melanogaster* zu verhalten. Mit wenigen Ausnahmen wurde diese Art nur im Feld und am Waldrand gefangen.

Die unterschiedliche Feld-Wald-Verteilung der übrigen Arten des besprochenen Profilfanges ist aus Tabelle 3 und 4 zu ersehen.

b) Kleinbiotope im Wald von Teillay (Nr. 3, S. 147). Die Sammelplätze gruppieren sich um eine kleine Lichtung von Weideland, die inmitten eines großen Waldgebietes liegt. Fänge wurden während zweier Tage durchgeführt. Die Standorte der Eimer sind aus Abb. 7 ersichtlich.

Die Fangergebnisse sind in Tabelle 5 aufgeführt. Am ertragreichsten erwies sich die Insel (II); ergiebig war auch die Hecke (III). Mit Abstand folgen sodann die beiden Waldränder I und IV. Im Waldinnern (V) wurde am wenigsten gefangen. Die Baum- und Strauchbestände der Insel wirken offensichtlich als Anreicherungszone.

In bezug auf die Artzusammensetzung ergeben sich wesentliche Unterschiede zwischen den einzelnen Plätzen. *D. melanogaster*, *D. subobscura* und *D. tristis* zeigen wie im Profilfang von Oloron (S. 138) eine Vorliebe für das freie Feld, bzw. für die Randzonen der Wälder. Wiederum erweisen sich *D. obscuroides*, *D. phalerata* und *D. kuntzei* als Waldarten.

Die Erfahrungen dieses Fangversuches demonstrieren eindrücklich, daß sich der Artenbestand selbst eines kleinen Gebietes auf kurze Distanz stark ändern kann. Unvermeidliche Einflüsse der Kleinbiotope relativieren somit alle vergleichenden Angaben über die Häufigkeit oder das Vorkommen bestimmter Arten.

Tabelle 4. *Profilfang von Oloron (Nr. 6).*

	F	W	%W
histrio	0	21	100
kuntzei	7	247	98
phalerata	3	83	97
testacea	3	63	94
obscuroides	4	49	93
guyénoti	3	23	88
bifasciata	4	28	88
nitens	3	16	84
tsigana	4	16	80
tristis	36	107	75
helvetica	10	28	74
subobscura	338	263	43
melanogaster	26	19	42
Scaptomyza	23	0	0

Vgl. Abb. 3 und Tabelle 3. Verteilung der Arten in Feld (F) und Wald (W). Reihenfolge nach dem prozentualen Waldanteil (%W).

c) Waldlichtung und Waldinneres in der Pinuszone der Landes. Platz Mimizan (Nr. 4, S. 147). Die „Landes" gehören zu den uniformsten Vegetationsgebieten Europas. Ein Streifen von annähernd 250 km Länge und 50 km Breite trägt einen einheitlichen Bestand von *Pinus maritima*. Das Unterholz setzt sich zur Hauptsache aus strauchigen *Ericaceen* und *Papilionaceen* zusammen. Wir

Tabelle 5. *Fangzahlen für 5 Kleinbiotope im Wald von Teillay (Nr. 3), vgl. Abb. 7.*

	I Waldrand locker		II Insel		III Hecke		IV Waldrand dicht		V Waldinneres	
	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
guyénoti	1	0,5	5	0,6	15	3	2	0,9	—	—
melanogaster	5	2,4	6	0,7	10	2	2	0,9		
subobscura	134	63	547	67	302	61	113	50	81	46
obscuroides	17	8	20	2,5	14	3	18	8	22	13
bifasciata	2	1	8	1	5	1	10	4	1	0,6
tristis	18	8,5	101	12	64	13	25	11	7	4
helvetica	25	12	82	10	41	8	19	8	16	9
kuntzei	—	—	8	1	5	1	10	4	13	7
phalerata	10	5	34	4	35	7	25	11	36	20
diverse	—	—	2	0,2	4	0,8	—	—	—	—
Total	212		813		495		224		176	

vergleichen die Fänge von 3 Plätzen (I—III) bei Mimizan (Tabelle 6). Platz I befindet sich in einer Rodungslichtung, die größtenteils von *Ericaceen* bewachsen ist, einige Hecken und Bäume (Eichen) trägt, sowie eine kleine Zone von Ackerland einschließt. 20 Eimer waren an verschiedenen Stellen der Lichtung auf ein Gebiet

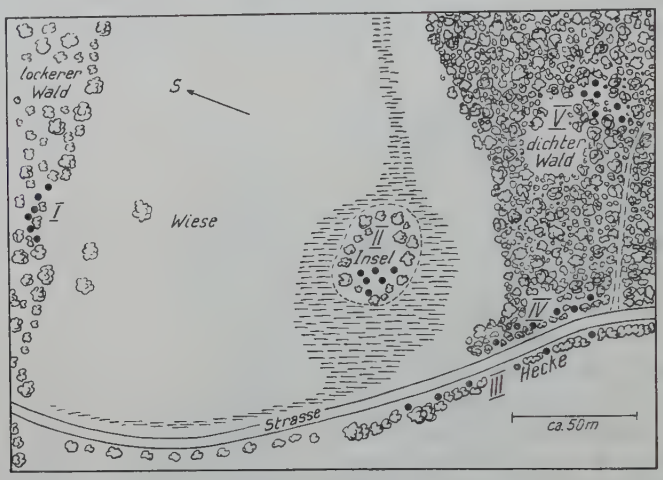


Abb. 7. Standorte der Fangeimer (durch Punkte bezeichnet) am Fangplatz im Wald von Teillay (Nr. 3) Vgl. Tabelle 1.

von etwa 1 Hektare verteilt. Einzelne Eimer standen in der Grenzzone zwischen Lichtung und Wald.

Platz II liegt im uniformen Waldinnern. 16 Eimer wurden mit je 10 m Distanz ausgestellt. Die Entfernung von der Lichtung betrug etwa 200 m. Die

Tabelle 6. *Biotopvergleich im Kiefernwald der Landes (Nr. 4, S. 147).*

	I Lichtung		II Wald Nähe Lichtung		III Wald 2-km-Lichtung	
	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
nitens	1	+	—	—	—	—
melanogaster . .	21	2,6	5	0,7	—	—
subobscura . . .	764	95	653	96	60	100
obscuroides . .	—	—	1	+	—	—
helvetica	15	1,9	7	1	—	—
phalerata . . .	1	+	1	+	—	—
testacea	4	0,5	5	0,7	—	—
pallida	3	0,4	6	0,9	—	—
Total	809		678		60	

Vegetation war durchaus uniform. Platz III steht mitten im Kiefernwald, mindestens 2 km von jeder Lichtung entfernt.

Bei allen Fängen wurde Mischköder verwendet, der Wildfrüchte, Äpfel, Feigen, Bananen, Trauben und Melonen enthielt. Da überdies verschiedene Abend- wie Morgenfänge eingebracht wurden, dürften die Ergebnisse zuverlässige Auskunft über den Artenbestand zur Fangzeit geben.

Bemerkenswert ist die außerordentliche Artenarmut des Gebietes. Zwischen der Lichtung (I) und dem Waldplatz (II) bestehen, abgesehen von der geringen Häufigkeit von *D. melanogaster* und *D. helvetica*, im Wald keine wesentlichen Unterschiede. Obschon am Waldplatz III an 20 Stellen Mischköder ausgesetzt waren, wurde nur *D. subobscura* gefangen. Ob sich bei längerer Sammeldauer noch andere Arten eingestellt hätten, läßt sich nicht sagen. Einer ähnlich artenarmen Fauna begegneten wir an keinem anderen Platz. Es wäre allerdings noch festzustellen, wie sich eine größere oder geringere Küstennähe in dem an sich uniformen Vegetationsgebiet auswirkt.

8. Verteilung in uniformen Biotopen.

Nachdem feststeht, daß aus benachbarten Kleinbiotopen eines Sammelplatzes quantitativ wie qualitativ stark verschiedene Fänge eingebracht werden,

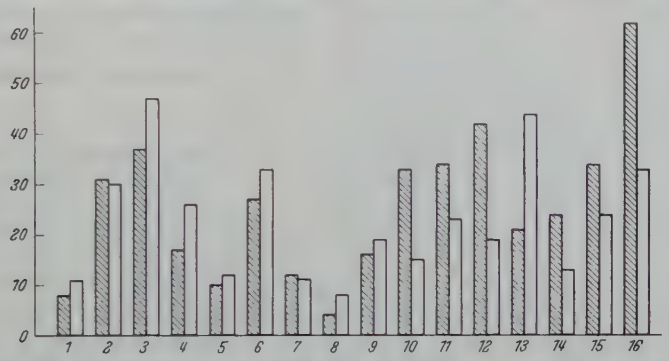


Abb. 8. Erträge des Reihenfanges bei Mimizan (Nr. 4). Ordinate: Anzahl Individuen. Abszisse: Nummern der Eimer. Schraffiert: Morgenfang, unschraffiert: Abendfang.

ist zu prüfen, ob in homogenen Biotopen die Fliegen annähernd gleichmäßig verteilt sind.

a) Reihenfang im Kiefernwald bei Mimizan (Landes) Nr. 4, S. 134. In einer Reihe wurden 16 mit gleichem Mischköder versehene Eimer in Abständen von je 10 m ausgestellt. Die Vegetation war an diesem Platz völlig homogen. Der Oberwuchs bestand nur aus hochstämmigen *Pinus maritima*, das Unterholz fast ausschließlich aus Farn und Ericaceen.

Abb. 8 zeigt die Fangergebnisse; sie sind von Eimer zu Eimer sehr verschieden. Dabei kann es sich nicht lediglich um zufällige Unterschiede handeln, die z. B. durch das Vorgehen beim Fangen verursacht waren. Dies ergibt sich aus der Tatsache, daß im allgemeinen Morgen- und Abendfänge eines Standortes gleichsinnig variieren. Die Unterschiede sind vielmehr durch den Eimerstandort bedingt. Offensichtlich hat die Fliegenpopulation an den Stellen 3, 6, 11, 13 und 16 eine größere Dichte als bei 1, 5, 7 oder 8. Es ist uns nicht möglich, einen Grund für diese Inhomogenität der Verteilung anzugeben. Vielleicht sind Unterschiede im Mikroklima oder in der Bodenvegetation entscheidend. Jedenfalls folgt aus diesem Versuch, daß die Populationsdichte selbst auf kleinem Raume beträchtliche Unterschiede zeigen kann. Die folgenden Fangproben bestätigen dieses Ergebnis.

b) Verteilung im Laubmischwald von Oloron (Nr. 6). Auf S. 138 (Abb. 3 und Tabelle 3) haben wir bereits über die Ergebnisse des Profilfanges von Oloron

berichtet. Hier betrachten wir lediglich die Gesamtfangzahlen aller Arten für die Waldstandorte 9—18 (je 1 Eimer). 20 m waldeinwärts vom letzten Einzeleimer (18) waren auf engerem Raum noch zusätzlich 6 Eimer aufgestellt (Abb. 3; 19). Die 13 Einzelfänge, deren zeitliche Verteilung aus Tabelle 3 ersichtlich ist, brachten die in Abb. 9 dargestellten Erträge. Die am letzten Waldplatz (W) erzielten Fänge wurden durch 6 geteilt. Der randnahe Standort (9) erwies sich erwartungsgemäß als der ergiebigste. Obschon die übrigen Plätze in bezug auf Vegetation und Lichtverhältnisse keine klar erfaßbaren Unterschiede aufweisen, sind die Erträge nicht einheitlich. Da es sich um einen Laubmischwald handelt, könnten diese Ergebnisse durch die Standorte einzelner Bäume oder Sträucher bedingt sein.

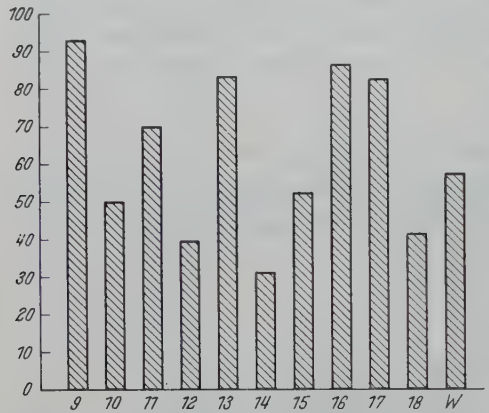


Abb. 9. Vergleich der Gesamtfangzahlen pro Eimer im Profilfang von Oloron (Nr. 6), vgl. Abb. 3. Ordinate: Anzahl Individuen, Abszisse: Nummern der Eimerstandorte.

9. *Beeinflussung der Erträge durch intensives Sammeln.*

Der eben besprochene Profilfang von Oloron (Abb. 9) gibt eine erste Möglichkeit zur Prüfung der Frage, ob intensives Sammeln zu einer zunehmenden Verarmung der Population eines Standortes führen kann. Wir vergleichen den Ertrag pro Eimer des Waldplatzes (W), wo 6 Einzeleimer standen, mit den Standorten 10—18, an denen nur je 1 Eimer ausgestellt war.

Tabelle 7. *Vergleich der Fangzahlen zwischen Standorten mit 3 Eimern und 1 Eimer im reinen Korkeichenwald am Tejo (Nr. 16, S. 151).*

	3 Eimer	1 Eimer
nitens	—	3
busckii	5	8
subobscura . . .	155	54
ambigua	38	14
phalerata	—	2
funebris	1	2
Total	196	83

Trotz der intensiven Sammeltätigkeit am Platze W bleibt der mittlere Ertrag pro Eimer relativ hoch; er ist sogar besser als am benachbarten Standort 18. Da die übrigen Eimerplätze teils höhere, teils tiefere Zahlen lieferten, darf man annehmen, daß eine Verarmung bei W im Verlaufe des Sammeltages nicht erfolgte. Solche Ergebnisse sind allerdings nur zu erwarten in stark besiedelten Gebieten.

Die trockenen und lichten Korkeichenwälder (*Quercus suber*) gaben uns Gelegenheit, ein Verarmungsexperiment in einer Landschaft durchzuführen, die nur sehr schwach von *Drosophila* besiedelt ist. Am Platze 16 (S. 151) hatten wir 24 Eimer so verteilt, daß unter 6 Korkeichen je 1 Eimer und unter weiteren 6 Bäumen je 3 Eimer ausgestellt wurden. Die einzelnen Standorte hatten mindestens 50 m Abstand voneinander. Bei den Dreiergruppen setzten wir die Eimer auf die Schattenseite mit etwa 1 m gegenseitiger Distanz. Es wurde gleichmäßig in kurzen Intervallen während des Abends (24. 9.) und Morgens (25. 9. 50) gesammelt. Erwartungsgemäß erwies sich der Fang als arten- und individuenarm. Aus den Ergebnissen der Tabelle 7 ist ersichtlich, daß bei den beiden häufigsten Arten

D. subobscura und *D. ambigua* die Dreiergruppen annähernd 3mal soviel Fliegen einbrachten wie die Einergruppen. Eine Verarmung durch den intensiven Fang ist somit nicht festzustellen. Da die einzelnen Korkeichen in lockeren Verbänden stehen mit Abständen von etwa 20 m, ist es wahrscheinlich, daß die Fliegen einer Dreiergruppe von einem einzelnen Baume stammen. Offenbar ist die Lokalpopulation genügend groß, so daß der Fangertrag, mindestens während eines Tages, proportional mit der Eimerzahl (Ködermenge) geht. Für die übrigen seltenen Arten lassen die geringen Fangzahlen keine Schlüsse zu.

Wir haben jedenfalls keinen Anlaß anzunehmen, daß unsere Ergebnisse irgendwo durch zeitlich vorausgehende Fänge wesentlich beeinträchtigt worden wären.

Die Populationen sind wahrscheinlich überall so groß, daß unsere Fänge zu keiner Verarmung führten. Diese Feststellung kann von Bedeutung sein, wenn unter anderem Morgen- und Abendfänge (S. 138) oder Erträge verschiedener Tagesstunden (S. 141) verglichen werden.

II. Die Ergebnisse der einzelnen Fangplätze.

Im folgenden sollen die Bedingungen an den verschiedenen Plätzen charakterisiert und einige Bemerkungen über den Fangerfolg gegeben werden. Die Tabellen 8 und 9 geben vollständige Auskunft über alle an jedem Fangplatz gesammelten Arten. In Tabelle 8 sind die auf französischem Gebiet liegenden Stationen (Abb. 1) berücksichtigt; dazu wurde noch der im atlantischen Klima- und Vegetationsgebiet liegende Fangplatz 11 mit einbezogen. Die Tabelle 9 umfaßt alle übrigen Fangplätze auf der Pyrenäenhalbinsel.

Platz Nr. 1. **Châteauneuf-sur-Loire,** Hof Chenaille, 20 km östlich Orléans, 100 m ü. d. M. Fangtag 1./2. 9. 50. Mäßig bewölkt, leichter Regen. M (Morgentemperatur): 13—16°; A (Abendtemperatur): 20—19°. Vegetation: Mischwald mit Lichtung, Eichen, Kastanien, Föhren, Birken, Pappeln, Weiden, Hagebutten, Hasel, Holunder, Brombeeren. Fangergebnis (Tabelle 8): großer Artenreichtum; extrem hoher Prozentsatz von *D. tristis* (Abb. 15). Fehlen von *D. obscuroides* (Abb. 14).

Platz Nr. 2. **St. Denis d'Orques,** 35 km westlich Le Mans, 100 m ü. d. M. 3. 9. 50. M 6—10°. Regnerisch, bewölkt. Hecken mit Eichen und dichtem Gebüsch am Seeufer; angrenzend Obstgarten mit Apfel- und Birnbäumen. Geringer, nicht repräsentativer Fang wegen niedriger Temperatur.

Platz Nr. 3. Wald von **Teillay,** Bretagne, 35 km südlich Rennes, 100 m ü. d. M. 4./5. 9. 50. M 15—17°, A 20—19°. Sonnig bis leicht bewölkt. Laubmischwald mit einigen Föhren und Tannen und reicher Heckenvegetation. Fangergebnis siehe S. 136, Tabelle 1 und 8 und Abb. 7. Großer und artenreicher Fang. Relativ hohe Werte von *D. helvetica* (Abb. 19).

Platz Nr. 4. Bei **Biaz, Landes,** 6 km südlich Mimizan, 5 km hinter der Küste. 7./8. 9. 50. M 14—19°, A 22—20°. Sonnig bis leicht bewölkt. Homogener Bestand von *Pinus maritima* mit Unterwuchs von *Ericaceen* und Ginster. Lichtung: einige Eichen, Platanen und Brombeerenhecken. Artenarme *Drosophila*-Fauna. *D. subobscura* erreicht einen maximal hohen Prozentsatz (Abb. 18 und Tabelle 6) und erscheint als einzige Art, die fähig ist, unter den gegebenen Bedingungen größere Populationen zu bilden. Die übrigen Arten wurden in einer

Tabelle 8. *Fangliste für französische Plätze.* N = Zahl der Individuen, % = relative Frequenz der Art, + = weniger als 0,5%.

	Nr. 1		Nr. 2		Nr. 3		Nr. 4		Nr. 5		Nr. 6		Nr. 7	Nr. 11		Nr. 25		Nr. 26		Nr. 27		Nr. 28		Total je Art	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
nitens	—	—	—	—	—	—	1	+	—	—	20	1	—	—	—	—	—	—	—	4	+	—	—	25	+
guyénoti	21	2	—	—	24	1	—	—	13	2	35	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	93	1
busckii	—	—	—	—	—	—	1	+	2	+	—	—	1	2	+	—	—	2	+	—	—	1	+	9	+
melanogaster	36	3	16	7	30	1	26	2	276	33	88	4	1	7	1	16	8	383	20	731	31	418	77	2028	15
simulans	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	1	—	—	—	—	3	+	8	1	16	+
subobscura	701	66	171	72	1230	56	1503	95	413	50	877	45	6	293	36	169	84	1427	75	1183	51	94	18	8067	59
obscuroides	—	—	10	4	108	5	1	+	2	+	70	4	1	10	1	2	1	1	+	—	—	—	—	205	2
bifasciata	5	+	—	—	33	2	—	—	32	4	46	2	—	—	—	1	+	—	—	—	—	—	—	117	1
ambigua	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	42	2	2	+	44	+
tristis	215	20	26	11	243	11	—	—	20	2	189	10	—	—	—	1	+	12	1	2	+	—	—	708	5
helvetica	46	4	2	1	190	9	23	1	37	4	65	3	—	18	2	9	4	40	2	—	—	—	—	430	3
transversa	2	+	—	—	2	+	—	—	—	—	2	+	—	1	+	—	—	—	—	—	—	—	—	7	+
kuntzei	4	+	3	1	65	3	—	—	4	+	313	16	—	28	3	—	—	—	—	—	—	—	—	417	3
phalerata	19	2	9	4	194	9	3	+	7	1	109	6	2	179	22	2	1	18	1	1	+	—	—	543	4
limbata	1	+	1	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	+	—	—	—	—	—	—	—	—	3	+
littoralis	—	—	—	—	1	+	—	—	21	3	3	+	—	1	+	—	—	—	—	—	—	—	—	26	+
testacea	11	1	—	—	—	—	10	1	2	+	82	4	—	206	25	—	—	10	1	1	+	—	—	322	2
histrio	2	+	—	—	—	—	—	—	3	+	30	2	—	43	5	1	+	2	+	—	—	—	—	81	1
funebris	2	+	—	—	4	+	—	—	—	—	1	+	—	1	+	—	—	10	1	—	—	1	+	19	+
hydei	1	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	+
immigrans	—	—	—	—	—	—	—	—	1	+	—	—	—	2	+	1	+	2	+	—	—	—	—	6	+
pallida	1	+	—	—	17	1	10	1	—	—	2	+	4	8	1	—	—	2	+	361	16	10	2	415	3
grischuna	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	+	—	3	+	—	—	—	—	—	—	—	—	7	+
tsigana	—	—	—	—	—	—	—	—	2	+	28	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30	+
Gesamtzahl je Platz	1067		238		2141		1578		835		1964		15	808		202		1909		2328		534		13619	

Lichtung und ihrer Nähe gefangen (S. 144), wo die Eintönigkeit des Kieferbestandes durch einige Sträucher und Laubbäume unterbrochen ist.

Platz Nr. 5. 9 km südöstlich von **Orthez,** 100 m ü. d. M. 8./9. 9. 50. M 15°, A 24—20°. Sonnig. Kleiner dichter Auenwald mit Pappeln, Weiden, Erlen; dichte Brombeerbestände, angrenzend Acker und Weinberge. Relativ häufig erscheint *D. littoralis* (Abb. 23); mit 3% erreicht sie eine Frequenz, die höher ist als an irgendeinem anderen Fangplatz. Zum erstenmal wurde die neue Art *Drosophila tsigana* (Burla und Gloor, 1951) festgestellt.

Platz Nr. 6. 2 km nordöstlich **Oloron,** 200 m ü. d. M. 9./11. 9. 50. M 14° bis 18°, A 24—20°. Gleichmäßig bedeckt. Eichen-Laubmischwald mit Kastanie, Birke, Hasel; dichtes Randgebüsch und artenreiches Unterholz, angrenzend Weideland. Auftreten von *D. nitens* (Abb. 10). *D. tsigana* ist häufiger als am Platze 5. Die hohen Frequenzen von *D. kuntzei* und *D. testacea* (Abb. 22 und 24) sind zurückzuführen auf besondere ökologische Verhältnisse. Weitere Einzelheiten über diesen Fangplatz sind auf S. 138 dargestellt (Abb. 3, Tabelle 3 und 4).

Platz Nr. 7. **Somport-Pass,** Nordseite, unmittelbar unterhalb der Paßhöhe, 1600 m ü. d. M. 11./12. 9. 50. M 12—15°, Nebel, regnerisch. Grenze zwischen Alpweide und niedrigem Buchenwald. Leider verunmöglichte die schlechte Wetterlage einen aufschlußreichen Fang. Die spärlichen Proben zeigen immerhin, daß an der oberen Waldgrenze der nördlichen Pyrenäenabdachung eine reiche *Drosophila*-Fauna zu erwarten wäre. Unter 15 Individuen befanden sich nicht weniger als 6 Arten.

Platz Nr. 8. Oberhalb **Jaca,** 900 m ü. d. M., am Rio Aragon, 12 km nördlich Jaca. 12./13. 9. 50. M 9—20°, A 19°. Sonnig. Auenwald auf Flußschotter mit Föhren, Weiden, Pappeln, Buchs, angrenzend Macchie und Weideland. Dieser an der Südabdachung der Pyrenäen gelegene Fangplatz unterscheidet sich klimatisch sehr wesentlich von den bisher besprochenen westfranzösischen Standorten. Wir befinden uns bereits im sommertrockenen Gebiet. In der *Drosophila*-Fauna äußert sich dies im Vorkommen von *D. ambigua* (Abb. 17) und *D. pallida* (Abb. 26). Außerdem fehlt die im atlantischen Gebiet regelmäßig auftretende *D. helvetica* (Abb. 19).

Platz Nr. 9. Bei **Berdun** am Aragon, 30 km westlich von Jaca, 650 m ü. d. M. 13./14. 9. 50. M 19—23°, A 27—25°. Sonnig. Auenwald auf Flußschotter mit Weiden, Föhren, Pappeln; das Unterholz wird von einem sehr dichten *Buxus*-Bestand gebildet. Angrenzend trockene, abgeerntete Äcker. Die höhere Artenzahl gegenüber Platz 8 darf als Folge der günstigen Witterung und als Ergebnis der 3mal höheren Individuenzahl gedeutet werden.

Platz Nr. 10. Paßhöhe zwischen **Pamplona** und Tolosa, 28 km nordwestlich Pamplona, 600 m ü. d. M. 14./15. 9. 50. M 13—16°, A 19—18°. Bedeckt, zum Teil leichter Regen. Dichter Laubmischwald des atlantischen Typus mit Eichen, Kastanien, Buchen; Unterwuchs: *Ilex*, Weißdorn, Brombeeren, *Ericaceen* und Farne. Artenreicher Faunenbestand, ähnlich wie an den Laubmischwaldplätzen des südwestlichen Frankreichs. Gegenüber Nr. 6 (Oloron) ergeben sich keine wesentlichen Unterschiede. Offensichtlich wirkt am Platze 10 der Einfluß der atlantischen Klimazone.

Platz Nr. 11. Bei **San Vicente,** 48 km westlich Santander, 200 m ü. d. M. 17. 9. 50. M 16—17°, A 17—16°. Bedeckt, regnerisch. Im ganzen Gebiet des

Tabelle 9. *Fangliste für iberische Plätze.* N = Zahl der Individuen, % = relative Frequenz der Art, + = weniger als 0,5%.

	Nr. 8		Nr. 9		Nr. 10		Nr. 12		Nr. 13		Nr. 14		Nr. 15		Nr. 16		Nr. 17		Nr. 18		Nr. 19		Nr. 20		Nr. 21		Nr. 22		Nr. 23		Nr. 24		Total je Art	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
nitens	7	2	1	+	3	1	1	+	—	—	—	—	1	+	13	5	—	—	—	—	4	1	—	—	—	—	—		—	—	9	4	39	1
guyénoti	—	—	—	—	16	3	2	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	18	+
busckii	—	—	2	+	—	—	—	—	—	—	—	—	5	1	1	+	8	1	3	2	1	+	—	—	—	—	—		—	—	—	—	20	+
melanogaster	48	16	355	32	18	4	47	5	17	19	14	3	15	2	—	—	—	—	10	5	5	1	2	+	3	3	—		20	42	74	35	628	9
simulans	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	+	—	—	66	13	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	67	1
subobscura	210	69	603	55	326	69	683	73	59	65	369	76	514	73	209	74	376	14	148	75	426	78	876	83	80	75	4		26	54	113	53	5022	72
obscuroides	1	+	—	—	18	4	—	—	—	—	25	5	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	49	1
bifasciata	2	+	—	—	4	1	—	—	—	—	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	11	+
ambigua	2	+	6	1	1	+	129	14	12	13	19	4	31	4	52	18	29	6	27	14	75	14	87	8	22	21	—		1	2	9	4	502	7
tristis	2	+	—	—	16	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—	2	1	20	+
transversa	9	3	5	+	4	1	4	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	22	+
kuntzei	—	—	1	+	8	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	9	+
phalerata	3	1	64	6	21	4	1	+	2	2	29	6	69	10	2	1	13	3	4	2	1	+	2	+	—	—	—		—	-	3	1	214	3
limbata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	—	—
littoralis	—	—	1	+	—	—	—	—	—	—	9	2	3	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		1	2	—	—	14	+
testacea	—	—	5	+	18	4	1	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	24	+
histrio	—	—	—	—	11	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	11	+
funebris	2	+	23	2	3	1	4	+	—	—	1	+	—	—	3	1	5	1	—	—	5	1	1	+	1	1	—		—	—	2	1	50	1
repleta	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	1	+
buzzatii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	+	—	—	—	—	—		—	—	—	—	1	+
immigrans	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	—	—
pallida	17	6	15	1	8	2	51	6	1	1	17	3	53	7	—	—	10	2	95	3	10	2	90	8	—	—	—		—	—	1	+	278	4
tsigana	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	+	—	—	1	+	—	—	—	—	—		—	—	—	—	2	+
fenestrarum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	+	10	1	—	—	—	—	—	—	—	—	3	+	—	—	—		—	—	—	—	15	+
Gesamtzahl je Platz	303		1081		475		923		91		490		707		280		503		197		529		1061		106		4		48		213		7017	

baskischen und asturischen Küstengürtels wurden in den letzten Jahrzehnten ausgedehnte Bestände von *Eukalyptus globulus* angepflanzt. Unser Fangplatz befand sich am Rande einer ausgedehnten Monokultur dieses Baumes, der einen dichten, hochstämmigen Bestand bildet. Vor der Anpflanzung war das Gebiet von einem Eichenmischwald bedeckt. Der Wechsel durch Kahlschlag erfolgte vor 17 Jahren. Der dichte Unterwuchs besteht aus *Ericaceen*, Ginster, Brombeeren und Farnen. Am Rande stehen einzelne Eichen und Pappeln. Die typischen Waldarten *D. phalerata*, *testacea* und *histrio* erreichen extrem hohe Werte. Ungewöhnlich tiefer Prozentsatz von *D. subobscura* (36%), vielleicht bedingt durch die hohe Frequenz von *D. phalerata* und *D. testacea* (Abb. 21 und 24).

Platz Nr. 12. 15 km nördlich **Leon**, 980 m ü. d. M. 19./20. 9. 50. M 8—10°, A 23—19°. Sonniges Wetter. Kleines Tälchen mit lichtem Eichenbestand und einigen Pappeln und Weiden; angrenzend Macchie, Weideland und Getreidefelder. Der Fangplatz liegt im Gebiete der äußerst wald- und baumarmen Meseta. Erstmals tritt *D. ambigua* reichlich auf (14%, Abb. 17). Relativ häufig ist auch *D. pallida* (6%, Abb. 26). Es besteht große Ähnlichkeit zu den Erträgen der Plätze 12, 16, 18 und 21 (Tabelle 9).

Platz Nr. 13. Am Duero, 5 km südwestlich **Zamora**, 630 m ü. d. M. 20./21. 9. 50. M 11°, A 22—21°. Sonnig. Spärliche Bestände von Pappeln und Weiden unmittelbar am Flußufer. Unterwuchs fast fehlend. Umgebung: trockene Felsensteppe und abgeerntete Getreidefelder. Spärlicher Ertrag; dies mag einerseits auf der tiefen Morgentemperatur, andererseits auf der ungünstigen Vegetation beruhen.

Platz Nr. 14. 3 km östlich **Viseu**, 400 m ü. d. M. 22./23. 9. 50. M 12—19°, A 22—18°. Schönes Wetter. Schmales flaches Tälchen mit Bach; Hänge mit lichtem Kiefernwald und Eichengebüsch. Talboden mit Hecken aus Erlen, Eichen, Ahorn. Bestände von *Arundo donax*. Angrenzend Felder mit Oliven, Wein und Aprikosen. Von den andern Fängen in Trockengebieten unterscheidet sich dieser Platz durch das Vorkommen von *D. obscuroides* und *D. bifasciata*. Bemerkenswert ist ferner das Auftreten von *D. littoralis*, sowie der Nachweis von *D. fenestrarum* (S. 162). Trotz der unmittelbaren Nachbarschaft von Weinbergen und Obstgärten wurden nur sehr wenige *D. melanogaster* gefangen.

Platz Nr. 15. 3 km südlich **Pombal** (zwischen Coimbra und Leiria), 150 m ü. d. M. 23./24. 9. 50. M 10—19°, A 22—21°. Sonniges Wetter. Flaches Tälchen mit kleinem Bach. Kiefernwald und übrige Vegetation sehr ähnlich wie am Platz 14. Ähnlicher Fang wie am Platz 14 mit *D. fenestrarum* und einem ziemlich großen Anteil von *D. pallida* (Abb. 26). Vergleiche auch Abb. 6, S. 141.

Platz Nr. 16. Korkeichenwald am linken **Tejo-Ufer**, 11 km nordöstlich Lissabon. 24./25. 9. 50. M 15—20°, A 29—26°. Sonniges Wetter. Reiner Korkeichenbestand (*Quercus suber*); steppenartiger Sandboden mit verdorrten Gräsern und Disteln. In etwa 800 m Entfernung einige Steineichen (*Quercus ilex*). Der extrem uniforme und trockene Standort lieferte neben der häufigen *D. subobscura* recht viele *D. ambigua* und einige *D. nitens*. Die anderen Arten scheinen nur in Spuren vorzukommen. Über die Populationsdichte wurden auf S. 146 einige Angaben gemacht (Tabelle 7).

Platz Nr. 17. Park von **Sacavém**, 3 km nördlich Lissabon. 25./26. 9. 50. M 12—17°, A 19—17°. Leicht bewölkt, starker Wind. Gesammelt wurde im

dicht bepflanzten Park der Estação Agronomica Nacional. Auf engem Raum stehen zahlreiche einheimische und exotische Bäume und Sträucher. Der Park wird intensiv bewässert. In der unmittelbaren Umgebung befinden sich Olivenkulturen und Getreidefelder. Ähnlicher Ertrag wie in Trockengebieten. Typische Waldarten fehlen. Hoher Prozentsatz von *D. simulans* (Abb. 13) bei völligem Fehlen von *D. melanogaster*; dies ist um so erstaunlicher, als in der benachbarten Versuchsanstalt seit Jahren Stämme von *D. melanogaster* gehalten werden.

Platz Nr. 18. Bei **Montemor-o-Novo,** 11 km nordwestlich Evora, 250 m ü. d. M. 27. 9. 50. M 8—17°. Sonnig. Nur Morgenfang. Lichter Bestand von *Quercus ilex* und *Quercus suber*. Granitsandboden mit dürren Gräsern. Spärlicher Fang bei tiefer Morgentemperatur. Die *Drosophila*-Fauna zeigt dieselbe Zusammensetzung wie an anderen trockenen Plätzen (Tabelle 9).

Platz Nr. 19. 3 km von **Portalegre** an der Straße nach Castelo de Vide, 450 m ü. d. M. 27. 9. 50. A 21—20°. Sonnig. Nur Abendfang. Reiner Korkeichenbestand auf trocken-steinigem Grunde. Unterwuchs etwas reicher an Sträuchern als an Platz 16. Der reichliche Fang wurde mit 25 Eimern kurz vor und nach Sonnenuntergang innerhalb 40 min nach Aussetzen der Eimer eingebracht. Bemerkenswert ist die Feststellung von *D. buzzatii* und *D. tsigana*.

Platz Nr. 20. **Castelo de Vide,** 5 km nördlich Portalegre, 630 m ü. d. M. 28./29. 9. 50. M 18—15°, A 19—15°. Regnerisch, wenig Sonne. Fazenda des Herrn Dr. Azevedo Coutinho. Kleines Hochtal mit reichem Bestand von Edelkastanien, dazu Parkbäume wie Magnolien, Fichten. Umgebung: Wein-, Oliven-, Feigen- und Maiskulturen. Hänge mit Kiefernwald. Trotzdem dieser Platz zu den regenreichsten Vegetationsgebieten des mittleren Portugal gehört, entspricht die Artzusammensetzung der eines Trockengebietes. Im einzelnen weist *D. fenestrarum* auf Ähnlichkeiten mit den Plätzen 14 und 15 hin. *D. melanogaster* fehlte in den Eimern, die unter Kastanien, unter Kiefern und im Parkbaumgebiet standen, war aber bei den etwa 100—200 m entfernten Häusern auf Traubenabfällen häufig (in Tabelle 9 nicht mitgezählt).

Platz Nr. 21. Plateau am **Südufer des Tajo,** 140 km westlich Toledo, 550 m ü. d. M. 29. 9. 50. A 19—15°. Sonnig. Lichter Bestand von *Quercus ilex* mit Trockenboden. Der kleine Abendfang weist den höchsten Prozentsatz von *D. ambigua* (21%, Abb. 17) auf, der auf unserer Reise festgestellt wurde.

Platz Nr. 22. 100 km nordöstlich Madrid an der **Straße nach Zaragoza,** 650 m ü. d. M. 1. 10. 50. A 16°. Sonnig. Lockerer Buschbestand von *Quercus ilex* in extrem trockener und wüstenartiger Umgebung. Trotz intensivem Sammeln vor und nach Sonnenuntergang wurden nur 4 Exemplare von *D. subobscura* festgestellt. Die *Drosophila*-Fauna solcher Vegetationsinseln scheint somit äußerst spärlich zu sein; andererseits erkennt man, daß *D. subobscura* auch unter extrem ungünstigen Bedingungen vorkommt.

Platz Nr. 23. Paßhöhe an der Straße **Huesca-Berdun,** 10 km südlich des Rio Aragon, 800 m ü. d. M. 2. 10. 50. A 16° (am nachfolgenden Morgen war die Temperatur auf —1° gesunken). Sonnig. Kiefernwald mit reichlichem Unterwuchs von *Buxus*, *Ericaceen* und *Papilionaceen*, sowie weitere Sträucher. Starkes Hervortreten von *D. melanogaster* (Abb. 12). Das Vorkommen von *D. littoralis* dürfte auf einen kleinen, das Gebiet durchziehenden Bach zurückzuführen sein.

Platz Nr. 24. **Punta de Reina,** unmittelbar am Rio Aragon, 20 km westlich von Jaca, 650 m ü. d. M. 3. 10. 50. A 21—17°. Sonnig. Morgen kalt, 6—10°, kein Fang. Dichte Auenwaldvegetation mit Kiefern, Weiden, Brombeeren und *Buxus*. Umgebung: Gehöft mit Kulturland, Äcker, Weinberge. Der Platz liegt in der Nähe von Platz 9 (Berdun) und hat mit diesem große Ähnlichkeit. Der Ertrag dürfte zu einer günstigeren Jahreszeit bedeutend artenreicher ausfallen.

Platz Nr. 25. 6 km westlich **St. Gaudens** an der Garonne, 350 m ü. d. M. 4. 10. 50. A 19—13°. Leicht bewölkt. Hecken und Laubmischwald am Ufer der Garonne, angrenzend Wiesen und Äcker. Nur Abendfang. Neben *D. subobscura*, die mit 84% sehr stark vertreten ist, sind andere Arten nur mit geringerer Frequenz nachgewiesen.

Platz Nr. 26. An der **Garonne,** 30 km südlich Toulouse, 150 m ü. d. M. 5. 10. 50. M 14—17°. Leicht bewölkt. Flußufer mit Auenwaldvegetation von Pappeln und Erlen. Steilufer von dichtem Laubmischwald besetzt. Angrenzend Äcker. Trotz der recht tiefen Temperatur gelang ein sehr reicher Morgenfang. Wie im vorausgehenden Abendfang an Platz Nr. 25 folgen sich *D. subobscura*, *D. melanogaster* und *D. helvetica* mit absteigender Häufigkeit. Typische Waldarten wie *D. obscuroides*, *D. phalerata* und *D. histrio* sind zwar vorhanden, doch wurden sie nur in wenigen Exemplaren gefangen. Dagegen fehlt *D. kuntzei*.

Platz Nr. 27. **Fontfroide,** 8 km südwestlich Narbonne, 100 m ü. d. M. 5./6. 10. 50. M 16—19°, A 20—19°. Sonnig. Isolierter Waldbestand inmitten der mediterranen Felsensteppe (Macchie). Der westexponierte Wald besteht aus *Pinus pinea* und *Pinus silvestris*; er ist durchsetzt von Hartlaubgewächsen wie Lorbeer und *Quercus ilex*. Extrem dichte Populationen von *D. subobscura* und *D. melanogaster*, neben *D. pallida* in ungewöhnlich hoher Frequenz (Abb. 26). Die Zugehörigkeit zum sommertrockenen Klimagürtel wird durch das Vorkommen von *D. ambigua* und *D. nitens* belegt.

Platz Nr. 28. **Camargue,** Salin de Badon, 15 km östlich Arles. 7. 10. 50. M 14—17°, A 20—17°. Sonnig. Im Gebiet des Rhonedeltas finden sich parkartig verteilte Bestände von Tamarisken; sie sind umgeben von ausgedehnten *Salicornia*-Wiesen. Gesammelt wurde im Tamariskengebüsch. In der Nähe befinden sich ein bewohntes Haus sowie spärliche Brombeerstauden. In dem außerordentlich uniformen und extrem einseitigen Vegetationstypus konnten nur wenige Arten nachgewiesen werden. Während an allen übrigen Plätzen *D. subobscura* viel häufiger als *D. melanogaster* auftrat, überwiegt hier *D. melanogaster* (Abb. 12). Sie ist mit 77% die dominierende Art. Offenbar ist *D. melanogaster* als einzige Spezies fähig, in diesem Spezialbiotop größere Populationen zu bilden.

III. Zur Verbreitung und Häufigkeit der Arten.

Die Fangergebnisse geben einige Aufschlüsse über die Ökologie wie auch über die geographische Verbreitung der einzelnen Arten. Bei der Beurteilung der Verbreitung sind allerdings unsere Feststellungen über das Fehlen einer Art in einem bestimmten Gebiet von nur bedingtem Wert. Um die gesamte *Drosophila*-Fauna eines Gebietes zu erfassen, wären jahrelange und intensive Fänge nötig.

Die in Abb. 10—26 dargestellten *Verbreitungskarten* geben sämtliche in Abb. 1 numerierten Fangplätze wieder. Der prozentuale Anteil der betreffenden Art ist

für Frequenzen über 5% als schwarzer Sektor eingezeichnet. Niedrigere Frequenzen sind mit + bezeichnet. Die 3 eingetragenen Prozentzahlen sind Durchschnittswerte für die Schweiz, Frankreich und die Pyrenäenhalbinsel. Die Frequenzzahl für die Schweiz haben wir der Arbeit von Burla (1951, Tabelle 16) entnommen; sie stützt sich auf 21765 Individuen aus Wildpopulationen. Die Zahlen für Frankreich und die Iberische Halbinsel entsprechen den Angaben in Tabelle 8 und 9; sie beziehen sich auf 13619 bzw. auf 7017 Fliegen.

Abb. 10. Verbreitung von *D. nitens*.

Abb. 11. Verbreitung von *D. guyénoti*.

Drosophila nitens Buzzati 1943 (Abb. 10).

Wir haben diese Art ausschließlich an südfranzösischen und iberischen Plätzen angetroffen, die aber bezüglich Vegetation uneinheitlich sind. Relativ hoch ist ihre Frequenz in den extrem trockenen Korkeichenbiotopen (z. B. Nr. 16). Buzzati 1943 registrierte sie in Norditalien. Burla (1951) fand *D. nitens* (2 Exemplare) in der Schweiz an einer Stelle im Südwesten des Landes, wo mediterrane Vegetationseinflüsse wirksam sind. Es handelt sich offenbar um eine mediterrane Art.

Drosophila guyénoti Burla 1948 (Abb. 11).

Diese Art wurde in der Schweiz und in Holland (Lever und Sobels 1951) festgestellt. Nach unseren Fängen ist *D. guyénoti* in West- und Südwestfrankreich verbreitet (Abb. 11), scheint dagegen im mediterranen Gebiet sowie in Mittelspanien und Portugal zu fehlen. Innerhalb ihrer Verbreitungsregion bevorzugt *D. guyénoti* ausgedehnte Waldbestände. Mit Ausnahme von 2 Exemplaren, die bei Leon (Nr. 12) gefangen wurden, haben wir *D. guyénoti* nirgends in trockenem Gebiet angetroffen.

Drosophila busckii COQUILLET 1901 (Tabelle 8 und 9).

Die als Kulturgänger kosmopolitisch verbreitete Art wurde von uns vor allem an südlichen Plätzen gefangen. Wie wir in Übereinstimmung mit BURLA (1951) feststellten, ist *D. busckii* auch in Wildbiotopen anzutreffen. Wahrscheinlich hätten wir sie viel häufiger gefangen, wenn in Kulturbiotopen und mit Pilzköder gesammelt worden wäre.

Drosophila melanogaster MEIGEN 1830 (Abb. 12).

In Europa ist *D. melanogaster* Kulturgänger. Wir stellten die Art an 25 von den 28 Plätzen fest. Die unterschiedlichen Häufigkeiten sind zum Teil völlig unerklärbar. Wohl kann das häufige Vorkommen bei Orthez (Platz 5) durch die Nähe zahlreicher Dörfer und Höfe und des Kulturlandes bedingt sein, doch fehlen an den Fangplätzen 9, 23, 24, 26, 27 und 28 solche offensichtliche Kultureinflüsse. Überraschend ist der hohe Anteil von *D. melanogaster* in der Camargue (Platz 28). Die Vegetation dieses Gebietes ist denkbar *Drosophila*-feindlich (S. 153), ein Faktor, der sich vielleicht auf die ökologisch stärker spezialisierten Wildarten beschränkender auswirkt als auf den Kulturgänger. Ebenfalls erstaunlich ist andererseits das Fehlen der Art in Sacavém (Platz 17), wo *D. simulans* sehr häufig ist. Auch im reinen Korkeichenwald (Platz 16) fehlte *D. melanogaster*.

Abb. 12. Verbreitung von *D. melanogaster*.

Abb. 13. Verbreitung von *D. simulans*.

Drosophila simulans STURTEVANT 1919 (Abb. 13).

Nach PATTERSON (1943) nimmt die relative Häufigkeit von *D. simulans* in *melanogaster-simulans*-Mischpopulationen von N nach S zu. Dieser Befund wurde auch in der Schweiz bestätigt (BURLA 1951). Wir erwarteten deshalb, *D. simulans* im Pyrenäengebiet und auf der Iberischen Halbinsel häufig anzutreffen, wurden

aber darin enttäuscht: die Art war an fast allen südlichen Plätzen selten oder fehlte. Einzig in Sacavém (Platz 17) erreichte sie eine relativ hohe Frequenz, während *D. melanogaster* fehlte. Die beiden Kulturbiotoparten sind offenbar ökologisch ziemlich stark differenziert. Auf unserer Reise wurde nur wenig in Kulturbiotopen gesammelt. Es ist anzunehmen, daß *D. simulans* in gewissen Kulturbiotopen des bereisten Gebietes häufig vorkommt, aber weniger in Wildbiotope migriert als *D. melanogaster*.

Abb. 14. Verbreitung von *D. obscuroides*.

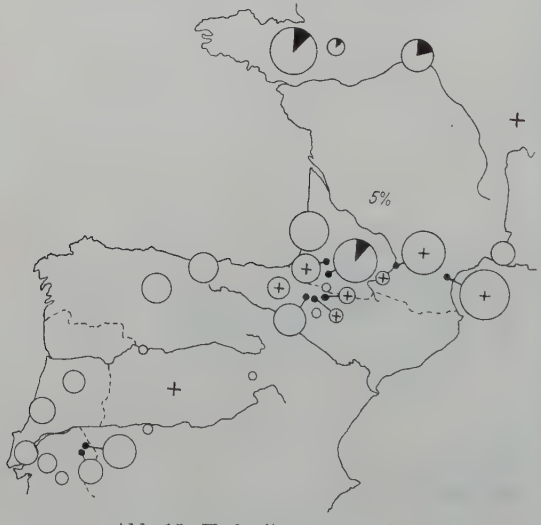


Abb. 15. Verbreitung von *D. tristis*.

Drosophila obscuroides Pomini 1940 (Abb. 14).

D. obscuroides wurde in der Schweiz als typischer Faunenbestandteil des Buchen-Fichtenwaldes erkannt und als zweithäufigste *Drosophila*-Art bezeichnet; an vielen Waldplätzen tritt sie weit häufiger auf als *D. subobscura* (Burla 1951). In Südwesteuropa ergab sich ein anderes Bild: *D. obscuroides* fehlte an Platz 1 völlig, war an den übrigen Plätzen selten und konnte im mediterranen Gebiet Frankreichs wie auch an den trockenen Plätzen der Iberischen Halbinsel nicht nachgewiesen werden. Ihr Vorkommen an den relativ feuchten Plätzen der Bretagne, der Pyrenäen und Portugals deutet darauf hin, daß sie in ihrer Verbreitung auf größere Waldbestände und reichliche Niederschläge angewiesen ist. In der Dünenvegetation von Walcheren (Holland) tritt *D. obscuroides* zahlenmäßig ebenfalls weit hinter *D. subobscura* zurück (Lever und Sobels 1951).

Drosophila tristis Meigen 1830 (Abb. 15).

In der Schweiz ist *D. tristis* weit verbreitet, aber nirgends häufig. Ihre hohe Frequenz in Eichen-Laubmischwäldern an einigen Plätzen in Frankreich (Nr. 1, 2, 3 und 6) ist daher besonders auffallend. Außer im Pyrenäengebiet

wurde sie auf der Iberischen Halbinsel nicht festgestellt; sie zeigt demnach eine ähnliche Verbreitung wie *D. obscuroides*, allerdings mit großen Unterschieden in den ökologischen Ansprüchen.

Drosophila bifasciata
Pomini 1950 (Abb. 16).

Die Art ist überall selten, sie zeigt eine ähnliche Verbreitung wie *D. tristis*.

Abb. 16. Verbreitung von *D. bifasciata*.

Drosophila ambigua
Pomini 1940 (Abb. 17).

D. ambigua darf als eine Charakterart der südlichen Trockengebiete bezeichnet werden. Sie wurde regelmäßig und in zum Teil ansehnlichen Frequenzen an allen iberischen Plätzen festgestellt. In Frankreich ist sie nur für die beiden mediterranen Plätze Nr. 27 und 28 nachgewiesen. Am häufigsten ist *D. ambigua* im Gebiet der reinen Korkeichenhaine (Nr. 16 und 21). Sie hält sich in lichten, trockenen Baumbeständen auf und besiedelt demnach Gebiete, die von den meisten anderen Wildarten gemieden werden. In der Schweiz steigt die Art weit ins alpine Gebiet hinauf (Burla 1951); sie wurde auch in Holland festgestellt (Lever und Sobels 1951) und kommt somit bedeutend weiter nördlich vor, als aus Abb. 17 ersichtlich ist.

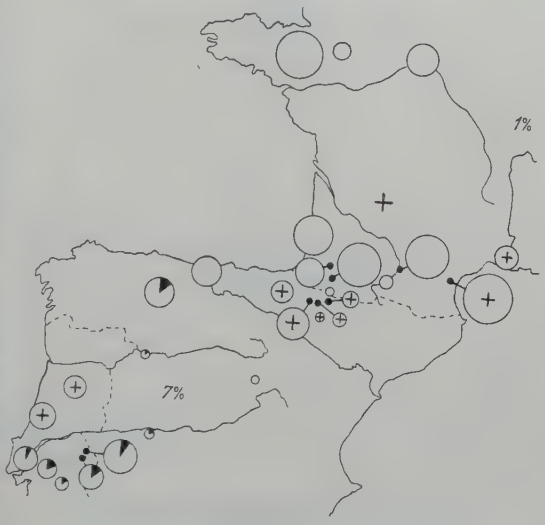


Abb. 17. Verbreitung von *D. ambigua*.

Drosophila subobscura
Collin 1936 (Abb. 18).

Diese Art dominiert mit größter Regelmäßigkeit an fast allen Fangplätzen. Sie kann daher als die weitaus häufigste Wildbiotopart des südwesteuropäischen Gebietes bezeichnet werden. Dabei ergeben sich kaum irgendwelche Unterschiede für Fangplätze verschiedener geographischer Regionen oder verschiedener Biotope. Auch die unterschiedlichen Wetterverhältnisse konnten das Überwiegen von *D. subobscura* in unseren Fängen nicht beeinflussen. Einzig in der Camargue (Nr. 28) dominierte *D. melanogaster* (S. 155). Obschon nach Burla (1951) *D. subobscura* auch in der Schweiz die häufigste

Wildart ist, tritt sie doch in vielen Wäldern des Mittellandes sehr stark gegenüber *D. obscuroides* oder anderen Arten zurück. Dasselbe scheint für Holland (Lever und Sobels 1951) und für England zu gelten. Jedenfalls sprechen die Erfahrungen unserer Reise für eine große ökologische Valenz dieser Art.

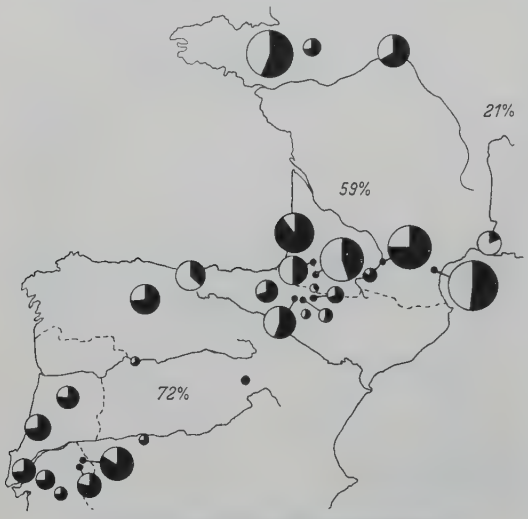


Abb. 18. Verbreitung von *D. subobscura*.

Abb. 19. Verbreitung von *D. helvetica*.

Drosophila helvetica Burla 1948 (Abb. 19).

D. helvetica erwies sich als Faunenbestandteil des feuchten Laubmischwaldes. Die Art war überall selten außer im Wald von Teillay (Platz Nr. 3). In der Schweiz ist *D. helvetica* im ganzen häufiger, aber ebenfalls ökologisch beschränkt auf gewisse Biotope (Burla 1951).

Drosophila transversa Fallén 1823 (Abb. 20).

Die holarktische Art wurde in verschiedenen Gegenden der Schweiz gefunden, doch nirgends in größeren Mengen (Burla 1951). In unserem Sammelgebiet konnten wir sie nur in „Spuren" feststellen und dies lediglich im atlantischen und nordspanischen Gebiet.

Drosophila phalerata Meigen 1830 (Abb. 21).

Von allen Arten der *quinaria*-Gruppe zeigt *D. phalerata* die weiteste Verbreitung über das ganze Sammelgebiet. Sehr hohe Häufigkeitswerte wurden im Eukalyptuswald (Nr. 11) festgestellt. Aber selbst an den meisten extremen Trockenplätzen mit nur lichten Baumbeständen wurde *D. phalerata* gefangen. Die Art verfügt somit über eine große ökologische Valenz. Auch in der Schweiz ist sie weit verbreitet und bis in die subalpine Region hinauf nachgewiesen. Damit stimmt überein, daß wir *D. phalerata* auch auf der Paßhöhe des Somport (Nr. 7) feststellten.

Drosophila kuntzei Duda 1924 (Abb. 22).

Nach Burla (1951) ist *D. kuntzei* in der Schweiz eine Charakterart des Laubmischwaldes tieferer Lagen. In unserem Sammelgebiet wurde sie regelmäßig

in allen Laubmischwaldplätzen des westlichen Frankreichs und nördlichen Spaniens gefunden. Im Wald von Oloron dominiert sie in der Waldzone sogar über *D. subobscura*. Im Gegensatz zu *D. phalerata* scheint *D. kuntzei* die südlichen und mediterranen Gebiete zu meiden.

Drosophila limbata
v. Roser 1840.

Wir fingen von dieser Art nur 3 Exemplare, je eines bei Châteauneuf (Nr. 1), St. Denis d'Orques (Nr. 2) und im Eukalyptuswald (Nr. 11). Auch in der Schweiz fand sie Burla nur sporadisch und nie in größeren Mengen. Duda (1935) bezeichnet sie ebenfalls als selten und gibt Funde an, die von der Bretagne bis ins Amurgebiet reichen.

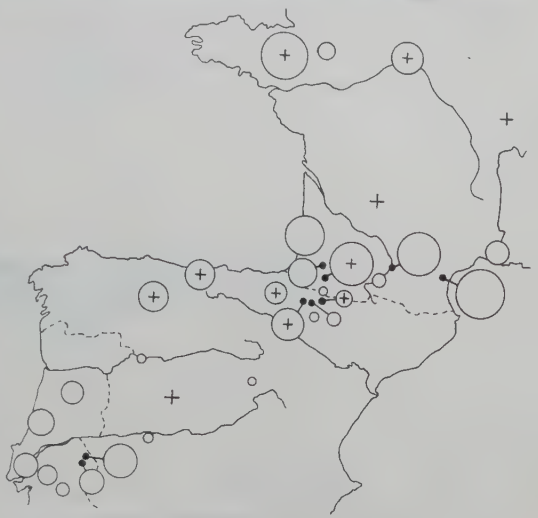


Abb. 20. Verbreitung von *D. transversa*.

Drosophila littoralis
Meigen 1830 (Abb. 23).

Während Burla (1951) an Uferstellen im schweizerischen Mittelland *D. littoralis* als dominierende Art in äußerst dichten Populationen antraf, fanden wir immer nur wenige Exemplare, diese allerdings auch in der Nähe von Gewässern. Sie wurde an keinem der südlichen Trockenplätze nachgewiesen; die Funde in Portugal (Nr. 14, 15) sprechen andererseits für eine weit nach Süden reichende Verbreitung.

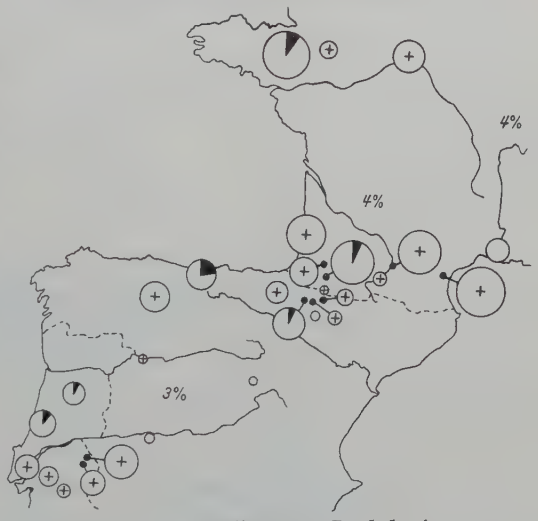


Abb. 21. Verbreitung von *D. phalerata*.

Drosophila testacea
v. Roser 1840 (Abb. 24).

Die Art kommt nach bisherigen Befunden sowohl in den westlichen USA. (Patterson 1943) wie in Europa (Duda 1935, Burla 1951) vor. Ihre Larven entwickeln sich in Pilzen. Im Sammelgebiet fanden wir *D. testacea* an verschiedenen französischen und nordiberischen Waldplätzen. Mit Ausnahme des Eukalyptuswaldes (Nr. 11), wo die Art in großen Mengen gefangen wurde, lieferten die übrigen Standorte nur wenig Individuen. Dies kann nicht allein auf das Fehlen von Pilzen zurückgeführt werden, da z. B. an Platz Nr. 3, wo keine *D. testacea* gefangen wurde, außerordentlich viele Hutpilze entwickelt waren. Überdies wurde *D. testacea* an keinem der südlichen Fangorte nachgewiesen.

Drosophila funebris Fabricius 1787 (Tabelle 8 und 9).

Diese kosmopolitische Art ist über das ganze von uns bereiste Gebiet verbreitet. Als Kulturgänger erreichte sie in den Wildbiotopen, in denen wir

Abb. 22. Verbreitung von *D. kuntzei*.

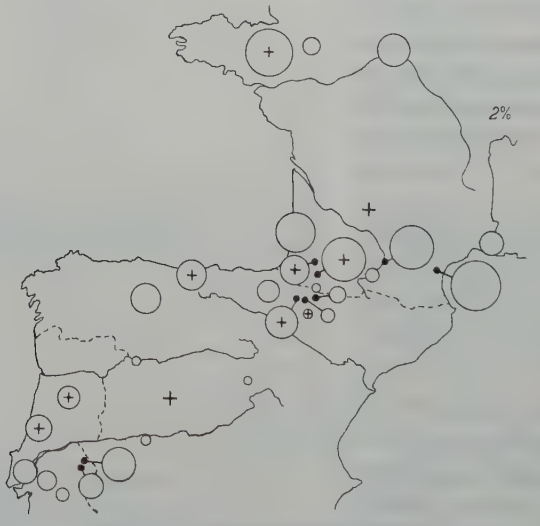


Abb. 23. Verbreitung von *D. littoralis*.

sammelten, nur geringe Häufigkeitswerte. An einigen Fangplätzen, die weit entfernt von menschlichen Siedelungen liegen, fehlte *D. funebris* ganz (Nr. 4, 15, 23, 27, 28).

Drosophila repleta Wollaston 1858.

Ein Individuum gefangen in Sacavém (Nr. 17).

Drosophila hydei STURTEVANT 1921.

Ein Individuum gefangen in Châteauneuf (Nr. 1).

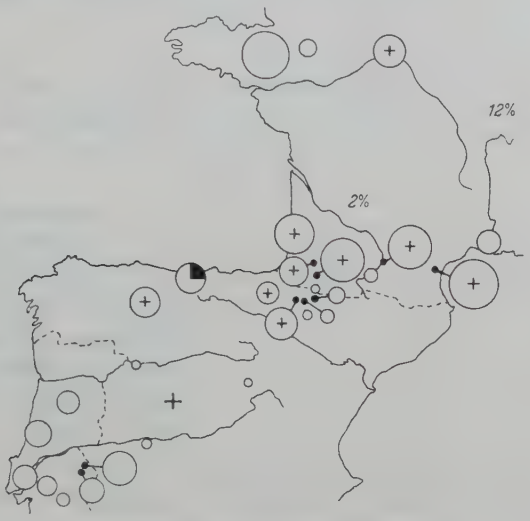


Abb. 24. Verbreitung von *D. testacea*.

Abb. 25. Verbreitung von *D. histrio*.

Drosophila buzzatii PATTERSON und WHEELER 1942.

Ein Individuum gefangen an Platz Nr. 19, Portugal.

Die geringen Fangzahlen für die 3 Arten der *repleta*-Gruppe beweisen lediglich, daß diese Arten als ausgesprochene Kulturgänger kaum in die von uns besuchten Wildbiotope migrieren. Da wir nicht in Kulturbiotopen sammelten, bleibt die Frage offen, ob die 3 Arten in den Siedelungen des untersuchten Gebietes vorkommen und häufig sind.

Drosophila immigrans Sturtevant 1921.

D. immigrans ist wie die Arten der *repleta*-Gruppe Kosmopolit und Kulturgänger und wurde von uns nur an 4 Fangplätzen (Nr. 5, 11, 25, 26) in geringer Häufigkeit festgestellt.

Drosophila histrio Meigen 1830 (Abb. 25).

D. histrio, eine seltene Wildbiotopart, wurde von uns in einigen Laubwäldern festgestellt: in Châteauneuf (Nr. 1) und beidseits der Pyrenäen (Nr. 5, 6, 10, 11, 25, 26).

Abb. 26. Verbreitung von *D. pallida*.

Drosophila fenestrarum Fallén 1823.

Wir fanden die Art in beiden Farbvariationen in Portugal (Nr. 14, 15, 20). Im übrigen bereisten Gebiet fehlte sie. In der Schweiz ist sie äußerst selten (Burla 1951), kommt dagegen in Deutschland und vor allem in Schweden häufig vor (Duda 1935).

Drosophila pallida Zetterstedt 1847 (Abb. 26).

Die Art erwies sich als ziemlich häufig in den Pyrenäen, wo sie auch auf der Höhe eines Passes (Nr. 7) nicht fehlte. Sie war mit 16% die dritthäufigste Art im Fangplatz bei Narbonne (Nr. 27). An den meisten übrigen Fangplätzen trat sie mit geringerer Häufigkeit auf. In der Schweiz wurde sie bisher nur in einem einzigen Exemplar festgestellt (Burla 1951).

Drosophila grischuna Burla 1951.

Festgestellt an 2 Plätzen: Nr. 6 und 11 (nördliches und südliches Pyrenäenvorland).

Drosophila tsigana Burla und Gloor 1951.

Die auf unserer Reise entdeckte Art stellten wir außer im Gebiet von Oloron und Orthez (Nr. 5 und 6) noch in Portugal fest, dort allerdings nur an 2 Plätzen (Nr. 17 und 19) in je einem Exemplar.

Zusammenfassung.

Das in der vorliegenden Arbeit mitgeteilte Tatsachenmaterial stützt sich auf eine Sammelreise, die von den Verfassern in der Zeit vom 28. August bis 8. Oktober 1950 durchgeführt wurde. Es war unser Ziel, einen Überblick über die *Drosophila*-Fauna von Südwesteuropa zu gewinnen und die Ergebnisse zu vergleichen mit dem Artenbestand, der von Burla (1951) für die Schweiz festgestellt ist. Es wurden total 20636 Imagines der Gattung *Drosophila* gefangen; sie verteilen sich auf

27 Spezies. Es wurde fast nur in Wildbiotopen gesammelt. Eine Reihe von Beobachtungen zur Biologie der verschiedenen Arten sind im allgemeinen Teil (I) mitgeteilt und diskutiert. Der II. Teil der Arbeit bringt eine Charakterisierung der Fangplätze und ihrer Sammelerträge in den verschiedenen Klima- und Vegetationszonen des bereisten Gebietes. Im speziellen III. Teil wird die Verbreitung jeder einzelnen Art angegeben und mit dem Vorkommen in der Schweiz und in andern Gebieten Europas verglichen.

Literatur.

Burla, H.: Systematik, Verbreitung und Oekologie der *Drosophila*-Arten der Schweiz. Rev. suisse Zool. **58**, 1 (1951). — Burla, H., u. H. Gloor: Zur Systematik der *Drosophila*-Arten Südwest-Europas. Z. Vererbungslehre **84**, 164 (1951). — Buzzati-Traverso, A.: Morphologia, Citologia e Biologia di due nuove specie di *Drosophila*. Ist. Lomb. Sci. Lett. Rendic., Sci. **77**, 1 (1943). — Duda, O.: *Drosophilidae*. In E. Lindner, Die Fliegen der palaearktischen Region, 58g. Stuttgart 1935. — Lever, J., and F. H. Sobels: Some remarks on the occurence of the genus *Drosophila* in the Netherlands. Proc. Kon. nederl. Akad. Wetensch. Ser. C **54**, 2 (1951). — Patterson, J. T.: The *Drosophilidae* of the Southwest. Univ. Texas Publ. **1943** No. 4213. — Spencer, W. P.: In M. Demerec, Biology of *Drosophila*. New York 1950.

Prof. Dr. E. Hadorn,
Zoologisch-vergleichend Anatomisches Institut der Universität Zürich.

Zeitschrift für indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 84, S. 164—168 (1952).

Aus dem Zoologisch-vergleichend Anatomischen Institut der Universität Zürich.

ZUR SYSTEMATIK DER *DROSOPHILA*-ARTEN SÜDWEST-EUROPAS.

Von

H. Burla und H. Gloor*.

Mit 4 Textabbildungen.

(Eingegangen am 4. September 1951.)

Hadorn, Burla, Gloor und Ernst (1951) berichteten über Fänge von *Drosophila* im Gebiet von Frankreich, Spanien und Portugal. Die Ergebnisse zeigen, daß die *Drosophila*-Fauna Südwest-Europas in ihrem Artbestand wenig von der Fauna Mittel-Europas abweicht. Immerhin wurden einige neue Formen gefunden. Eine von ihnen, *D. tsigana* n. sp., soll hier beschrieben werden. Drei weitere, uns unbekannte und unbestimmbare Arten standen in so geringer Individuenzahl zur Verfügung, daß eine vollständige Beschreibung und das Sichern von Typen unmöglich waren.

Anschließend weisen wir auf den Färbungs-Polymorphismus von *D. testacea* hin und beschreiben einige Körpermerkmale von *D. pallida*, die noch nicht bekannt sind.

1. *Drosophila tsigana* species nova.

♀, ♂. Arista mit Endgabel und oberseits 3, unterseits 2 Strahlen. Zweites Fühlerglied gelbbraun mit großem, braunschwarzem Fleck, drittes braunschwarz. Stirn dunkelbraun, matt; vorn oberhalb der Fühlerwurzeln mit dreieckförmigen, etwas helleren Flecken. Längs der Augen, in der vorderen Verlängerung der Orbitalleisten, breite, samtschwarze Streifen; Bogennaht schmal schwarz gesäumt. Ozellendreieck und Orbiten schwarzbraun, wenig glänzend oder hellgrau schimmernd, deutlich von der Stirn abgegrenzt. Orbiten ziemlich breit, vorn nicht von den Augenrändern abweichend. Zweite Orbitalborste außerhalb und neben der ersten stehend, etwa $^1/_3$ der dritten lang; die dritte wenig länger als die erste. Erste Orale stark, die folgenden viel feiner und kürzer. Carina vorstehend, tiefreichend, unten sehr breit, dunkelbraun. Gesicht gelbbraun. Palpen gelbbraun, apikal und subapikal mit je einer starken Borste sowie apikal und lateral mit einigen wenigen, starken Haaren. Rüssel hell gelbbraun, Rüsselpolster schwarz. Wangen dunkelbraun, an ihrer breitesten Stelle gelblich und etwa $^1/_3$ des längsten Augendurchmessers breit. Auf dem gelben Wangenfleck 2 stärkere Borsten. Augen dunkelrot, dicht und kurz schwarz behaart.

Mesonotum matt, dunkel braunschwarz, in der Medianen fast schwarz. Scutellum fast schwarz. Pleuren schwarz, leicht glänzend. Sechs Reihen Akrostichalhaare. Vordere Scutellare konvergent. Sterno-Index etwa 0,7. Apikalborsten auf den Tibien des ersten und zweiten Beinpaares, Präapikale auf den Tibien aller drei Beinpaare. Flügelfläche hell graubraun, Adern gelbbraun. Zwei stärkere Borsten am distalen Costalbruch, kürzere Borsten längs der Costa bis etwa $^1/_3$ des dritten Costalabschnittes. Distale Querader etwas dunkler als die übrigen Adern und kaum merklich bewölkt. Costal-Index 2,6—3,6; Media-Index 1,6—1,9; 4 c-Index 0,7—1,0; 5 x-Index 0,9—1,2.

* Ausgeführt mit Unterstützung der Georges und Antoine Claraz-Schenkung.

Abdominaltergite beim ♀ gelb mit dunkel graubraunen Hinterrandbinden, die auf den Tergiten II und III medial schmal unterbrochen und auf IV vorn ausgebuchtet sind. Auf Tergit VI ist die Hinterrandbinde vorn geradlinig begrenzt, auf V in der Medianen nach vorn etwas erweitert. Von der Medianen an sind die Hinterrandbinden lateralwärts breit ausgebuchtet, treten aber an den Tergitseitenrändern bis zum Tergitvorderrand vor. Beim ♂ ist die Abdominalzeichnung ähnlich, jedoch sind die breiten Hinterrandbinden auf Tergit III nur ausgebuchtet, nicht unterbrochen, und auf IV und V in der Mitte wenig nach vorn erweitert. Die Hinterrandbinden der IV. und folgenden Tergite sind breiter als beim ♀ und die laterale Ausbuchtung ist nur deutlich auf III. Sternite relativ groß, annähernd quadratisch, hell graubraun, dunkler gesäumt. Vaginalplatte braun, wenig vorstehend (Abb. 1).

Körperlänge: ♀ 3,1—3,8 mm,
♂ 2,7—3,2 mm.
Flügellänge: ♀ 2,8—3,1 mm,
♂ 2,6—2,8 mm.

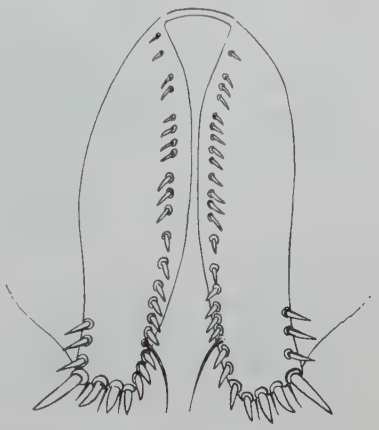


Abb. 1. Vaginalplatte von *D. tsigana* n. sp. Vergr. 190 ×.

Innere Körpermerkmale. Hoden gelb, mit 2 inneren Spiralen und 3 rückläufigen äußeren. Paragonien schmal schlauchförmig, leierförmig angeordnet. Samenpumpe ohne Divertikel. Spermathekenkapsel pilzhutförmig, wenig länger als breit, schwach chitinisiert, gelblich; Ausführgang in der Mitte erweitert. Ventrales Rezeptakulum dünn schlauchförmig, spiralig aufgerollt, mit etwa 11 bis 12 Windungen (Abb. 2). Malpighische Gefäße schwach hellgelb, die beiden vorderen Arme frei, die beiden hinteren terminal miteinander verschmolzen.

Eier mit 2 kräftigen Filamenten, die etwa so lang sind wie der Eikörper und in ihrer distalen Hälfte breit abgeflacht und auffallend weiß erscheinen (Abb. 3). Puppen blaß gelbbraun, vordere Spirakel mit 10—11 Ästen; Horn-Index etwa 7,5—8,5.

Chromosomengarnitur. In Metaphasen von Neuroblasten können beim ♀ 1 Paar V-förmige, 2 Paare stabförmige (darunter die X-Chromosomen), 1 Paar J-förmige und 1 Paar punktförmige Chromosomen unterschieden werden. Das Y-Chromosom des Männchens ist J-förmig (Abb. 4).

In Speicheldrüsenkernen lassen sich 6 freie Arme zählen. Der Nukleolus ist bei Orcein-Essigsäurefärbung auffallend deutlich, findet sich meist nahe der Basis des X-Chromosoms und ist mit ihm durch Chromatinfäden verbunden. Das Punktchromosom liegt ebenfalls meist an der Basis des X-Chromosoms.

D. tsigana läßt sich auf gewöhnlichem *Drosophila*-Futter leicht im Laboratorium züchten.

Fundorte. In einem Zigeunerlager bei Orthez 4 Individuen, weiter südlich, bei Oloron, in einem Eichenmischwald 28 Individuen. Beide Orte liegen in der nördlichen Pyrenäenabdachung; die Fänge wurden Mitte September 1950 gemacht. An beiden Fangplätzen erwies sich die Art als relativ selten: bezogen auf die Gesamtfangzahl sämtlicher *Drosophila*-Arten berechnet sich der Anteil

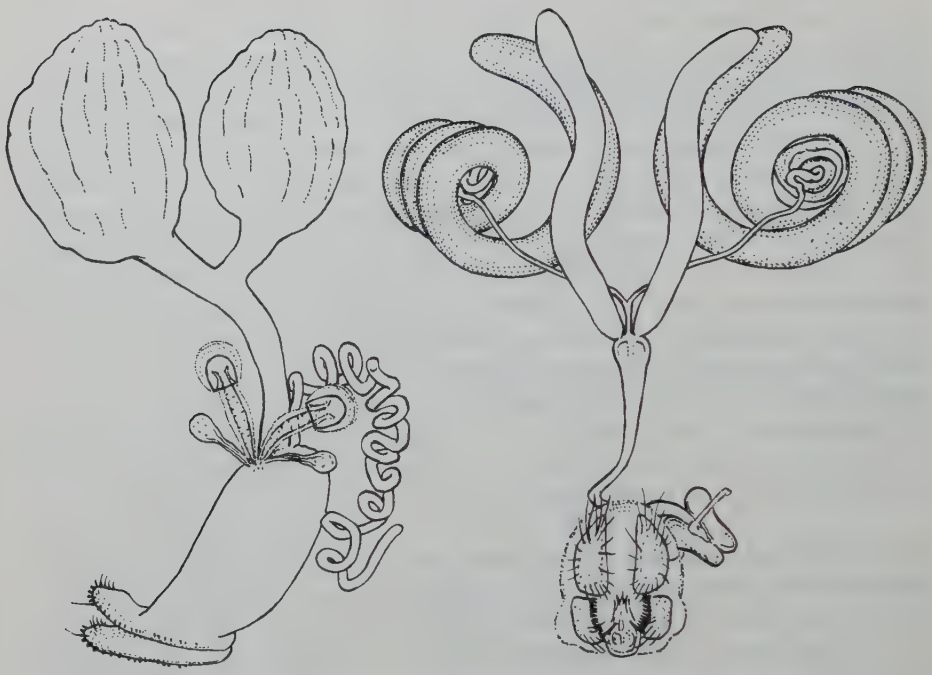


Abb. 2. Geschlechtsapparat von *D. tsigana* n. sp., ♀ und ♂. Vergr. 60 ×.

Abb. 3. Ei von *D. tsigana* n. sp. Vergr. 50 ×.

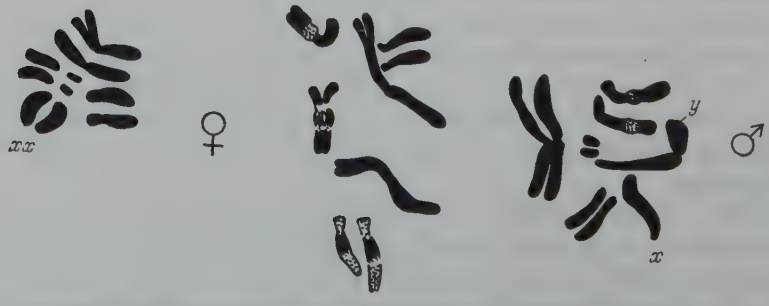


Abb. 4. Metaphasen aus Neuroblasten von *D. tsigana* n. sp. Quetschpräparat, Orcein-Essigsäure. Vergr. 3000 ×.

von *D. tsigana* in Oloron auf etwa 1,5%, bei Orthez auf etwa 0,5%. Ein einziges Weibchen von *D. tsigana* wurde Ende September 1950 unter rund 500 Individuen anderer Arten in einem lichten Kork- und Steineichenbestand westlich Castello de Vide (Portugal) gefangen.

Typen von Oloron (Frankreich, Basses Pyrénées) deponiert im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

Verwandtschaft: *D. tsigana* n. sp. gehört innerhalb des Subgenus *Drosophila* in die *melanica*-Gruppe. Damit wurde erstmals ein Vertreter dieser Gruppe in Europa festgestellt.

2. Zur Variabilität des Farbmusters von *Drosophila testacea* v. Roser 1840.

An iberischen wie auch an schweizerischen Fangplätzen zeigt *D. testacea* eine starke Variabilität in der Ausfärbung, die für den Anfänger beim Bestimmen leicht zu falschen Schlüssen führt, vor allem, wenn die beiden verlängerten Akrostichalhaare in präsuturaler Position übersehen werden. Ein Vergleich zahlreicher Individuen von *D. testacea*, die an einem Fangplatz westlich Oviedo, in einem Eucalyptuswald (Hadorn und Mitarbeiter 1951, Fangplatz Nr. 11) gesammelt worden waren, zeigte folgendes:

a) Das Mesonotum kann gelb sein oder dunkelbraun.

b) Die dunkle Bindenzeichnung auf den Abdominaltergiten kann reduziert sein auf schmale Hinterrandbinden auf den hinteren Tergiten und gleicht dann etwa der Zeichnung von *D. limbata*, oder aber ausgedehnt auf breite Hinterrandsäume auf fast allen Tergiten, ähnlich wie bei *D. phalerata*, *D. kuntzei* oder sogar *D. histrio*.

c) Das Stirndreieck ist bisweilen gelb, bisweilen dunkelbraun bis fast schwarz.

d) Das ganze Tier kann glänzend sein oder matt, mit Grauschimmer.

In der Population des Eukalyptuswaldes beobachteten wir unausgefärbte Tiere mit gelbem, glänzendem Mesonotum, mit reduzierter Abdominalbindenzeichnung und gelbem Stirndreieck, andererseits alte, ausgefärbte Individuen mit braunem, fast mattem Thorax, breiten Tergitbinden und dunkelbraunem Ozellendreieck und schließlich intermediäre Typen. Offenbar dauert die Ausfärbung von *D. testacea* sehr lang, so daß in einer Population immer ein großer Prozentsatz unausgefärbter Tiere beobachtet werden kann. Nun ist aber die Färbung bei *D. testacea* nicht allein altersbedingt, denn neben den leicht erklärbaren Fällen der jungen hellen und alten dunklen Tiere beobachteten wir auch solche mit gelbem Thorax und breiten, tiefschwarzen Abdominalbinden und andererseits Individuen mit braunem Thorax und reduzierten, deutlich unausgefärbten Tergitbinden. Es scheint, daß die genetischen Faktoren für Mesonotumfarbe, Tergitbinden, matt oder glänzend, und Ozellendreieckfarbe voneinander verschieden und nicht oder kaum gekoppelt sind.

3. Beitrag zur Beschreibung von *Drosophila pallida* Zetterstedt 1847.

D. pallida war im Pyrenäengebiet ziemlich häufig (Hadorn und Mitarbeiter 1951), so daß genügend Material zur Verfügung stand, um die Art morphologisch gründlicher zu untersuchen, als es in der Schweiz durch Verwertung eines einzigen Männchens (Burla 1951) möglich war.

Merkmale von ♀: Abdomen matt, gelb, mit matten, schwarzbraunen Hinterrandbinden auf dem 2.—7. Tergit, die auf dem 2.—5. Tergit in der Medianen schmal unterbrochen oder ausgebuchtet sind. An der Abdomenseite, wo die Tergite nach ventral umbiegen, sind die dunklen Hinterrandbinden verschmälert, treten aber an den Tergit-Seitenrändern fast bis zum Tergit-Vorderrand vor. Der 8. Tergit ist ganz schwarz. Vaginalplatten schwarzbraun, glänzend. Spermatheken dunkelbraun, leicht abgeplattet kugelig. Ventrales Rezeptakulum mit 3—4 langen Schleifen, die nahe beieinander liegen und parallel zueinander verlaufend quer über den Uterus angeordnet sind.

Eier mit 4 kurzen Filamenten von $^1/_3$—$^1/_4$ Eilänge. Die subapikalen Filamente sind etwas länger und stärker als die apikalen.

Flügelindizes: Costal-Index 3,2—3,4; Media-Index 1,4—1,6; 4 c-Index 0,7 bis 0,8; 5 x-Index 1,5.

Körperlänge: ♀ 3,6 mm, ♂ 3,0 mm.

Flügellänge: ♀ 3,3 mm, ♂ 3,0 mm.

Nach Angaben von Dr. Hsu (persönliche Mitteilung von Dr. Wheeler) gehört *D. pallida* nach der Ausbildung der äußeren männlichen Genitalien zur *melanderi*-Gruppe.

Literatur.

Burla, H.: Systematik, Verbreitung und Ökologie der *Drosophila*-Arten der Schweiz. Rev. suisse Zool. **58**, 23 (1951). — Hadorn, E., H. Burla, H. Gloor u. F. Ernst: Beitrag zur Kenntnis der *Drosophila*-Fauna von Südwesteuropa. Z. Vererbungslehre **84**, 133 (1952).

Dr. H. Burla und Pd. Dr. H. Gloor,
Zoologisch-vergleichend Anatomisches Institut der Universität Zürich.

Zeitschrift für indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 84, S. 169—181 (1952).

Aus der Forstbotanischen Abteilung der Universität Freiburg i. Br.

DIE AUSLÖSUNG VON CHROMOSOMENMUTATIONEN IN DER MEIOSIS DURCH TIEFE TEMPERATUR.

Von

HANS MARQUARDT.

(Eingegangen am 17. Oktober 1951.)

A. Einleitung.

Die Auslösung von Chromosomenmutationen durch Temperaturwirkung ist bisher nur an der Mitose untersucht worden. Positive Ergebnisse sind bei Kombination mit Röntgenstrahlen erzielt worden, indem der durch das zweite Agens ausgelöste Mutationsprozentsatz in verschiedenen Temperaturbereichen erhöht oder erniedrigt wurde. Sowohl hohe und tiefe Konstanttemperaturen wie Temperaturschock als einzige experimentelle Faktoren erwiesen sich dagegen durchweg als unwirksam (vgl. Zusammenfassung in LEA 1946, ferner BRAUER 1950).

Seit durch OEHLKERS (1943) auch die Meiosis als Test einer mutagenen Wirkung vor allem von Chemikalien eingeführt wurde, ist die Frage gestellt, ob dieser andersgeartete Teilungsablauf bei Temperatureinwirkung ebenso unempfindlich wie die Mitose reagiert. Im Verlaufe der Untersuchungen von OEHLKERS und Mitarbeitern hat sich bereits gezeigt, daß abgeschnittene, in destilliertem Wasser und bei 10° Konstanttemperatur gehaltene Infloreszenzen von *Oenothera* allein durch diese Versuchsanstellung erhöhte Chromosomenmutationsraten zeigen (OEHLKERS u. LINNERT 1951, STANGE 1951). Ob hierfür die Temperatur oder die Folgen des Abschneidens der Infloreszenzen verantwortlich zu machen sind, konnte nicht entschieden werden. Ferner fanden SPARROW u. SPARROW (1950) an *Trillium erectum*, deren Rhizome mit reduzierenden Knospen bei + 4 bis 6° C gehalten wurden, ebenfalls stark erhöhte Mutationsraten. Dies galt aber nur für einen Teil der untersuchten Rhizome, während der andere einen sehr niederen Prozentsatz von Chromosomenstörungen aufwies. Auch hier liegt somit nicht mehr als nur ein Hinweis auf die mutagene Wirkung der Temperatur vor.

In einer über 3 Jahre sich erstreckenden Versuchsserie haben wir daher an der Meiosis von *Oenothera Hookeri* das Problem einer Chromosomenmutationsauslösung durch 10° Konstanttemperatur bearbeitet. Als Basis für eine Beurteilung der erhaltenen Mutationsprozentsätze bestimmten wir in 3 aufeinanderfolgenden Jahren die Werte der unbehandelten Freilandpflanzen. Für 1949 und 1950 prüften wir ferner die Chromosomenmutationsrate an abgeschnittenen Infloreszenzen bei 10° Konstanttemperatur, weil OEHLKERS und Mitarbeiter mit einem *Hookeri/suaveolens*-Bastard, wir dagegen mit der reinen *Oenothera Hookeri* arbeiteten, und so die von OEHLKERS u. LINNERT bzw. STANGE erhaltenen Werte nicht übernehmen konnten. Parallel mit dem Infloreszenzversuch wurden als entscheidende Versuchsanstellung Topfpflanzen unter 10° Konstanttemperatur gebracht und ebenfalls die Zahl der Chromosomenmutation bestimmt. An diesem Material läßt sich die gestellte Frage nach der Reaktion der Meiosis auf 10° C als

tiefer Temperatur beantworten und darüber hinaus noch die Bedeutung des zusätzlichen Eingriffs des Abschneidens von Infloreszenzen für die Chromosomenmutationsrate klären.

B. Material und Methode.

Verwendet wurde *Oenothera Hookeri* DE VRIES, die wir aus den Kulturen von Herrn Prof. OEHLKERS übernommen haben. Die „Feldpflanzen" standen unter den üblichen Bedingungen des Freilandes, die Topfpflanzen wurden, in Erde eingesenkt, in unbedeckten Frühbeetkästen des Botanischen Gartens gehalten. Die für die Versuche benötigten „abgeschnittenen Infloreszenzen" wurden von Feldpflanzen unmittelbar vor Versuchsbeginn unter Wasser abgeschnitten, auf eine Länge von etwa 35—50 cm gekürzt und in Weithals-Erlenmeyer-Kolben zu etwa 10—15 Stück in destilliertem Wasser gehalten.

Die Temperaturbehandlung geschah in dem von OEHLKERS und Mitarbeitern beschriebenen Kältethermostaten mit 10° Konstanttemperatur. Die Fixierung sowohl der Topfpflanzen wie der Infloreszenzen erfolgte 6 Tage nach Versuchsbeginn; die Knospen kamen in das übliche Alkohol—Eisessiggemisch 2,5:1 und wurden daraus zu Essigsäurekarmin-Quetschpräparaten verarbeitet. Auszählung der Endbindungen und der Chromosomenmutationen geschah an jeweils mindestens 4—5 Knospen verschiedener Infloreszenzen in der Diakinese der Meiosis, wobei die mittleren Stadien dieser Phase vor allem berücksichtigt wurden.

C. Experimenteller Teil.

1. Die Typen ausgelöster Chromosomenmutationen.

Die gewählte Temperatur von 10° C ist für die aus Kalifornien stammende *Oenothera Hookeri* zwar tief, wird jedoch von der intakten Pflanze verhältnismäßig gut vertragen. Dementsprechend sind an dem Ablauf der Meiosis zwar Veränderungen festzustellen, welche jedoch, gemessen an anderen physikalischen oder chemischen Eingriffen, nicht allzu schwer sind. So treten in einem gewissen Umfang als Ausdruck der unspezifischen Störung (MARQUARDT 1949, 1950) leichte Verklebungen und Verklumpungen ein, wie sie auch von STANGE (1951) erwähnt wurden.

Unter den Ruhekernstörungen, d. h. den echten Chromosomenmutationen, finden wir, wie stets bei *Oenothera*, vorwiegend Rekombinationen und nur wenig Fragmentationen. Unter die letzte Gruppe haben wir nicht nur die vollständigen Fragmentationen, sondern auch die lokalen Achromasien und Kernachromasien (MARQUARDT 1950, 1951a) als mutmaßliche Vorstufen berücksichtigt. Charakteristischerweise fanden wir in unserem, 2300 ausgezählte Zellen umfassenden Material keine Kernachromasien, d. h. ganze Bivalente oder Bivalentgruppen umfassende Aufhellungen, die entfernt an Speicheldrüsenbilder erinnern.

Die Rekombinationen gliederten wir in die 3 Gruppen der chromatidalen und chromosomalen Translokationen und der Rekombinationen innerhalb eines Chromosoms. Infolge der schweren Analysierbarkeit der letzten Gruppe ist sie zahlenmäßig die schwächste, ein Kugelfragment bei Ausbildung aller Endbindungen als Manifestation einer interkalaren Deletion war die einzige Konfiguration dieser Gruppe.

Als chromatidale Translokation klassifizierten wir die Fälle eines interkalaren oder subterminalen Chromatidaustausches zwischen Chromatiden verschiedener Bivalente, als chromosomale Translokationen die bekannten Ring- oder Kettenbildungen von 4 Chromosomen. Mehr als eine einzige Translokation je Zelle wurde nicht beobachtet. Bei dieser Gliederung bleibt offen, ob nicht ein Teil der chromosomalen Translokationen terminalisierte chromatidale Translokationen darstellen, so wie MARQUARDT (1948) und OEHLKERS u. LINNERT (1949) dies für bestimmte Fälle bei *Oenothera* gezeigt haben.

2. Die Häufigkeit der Chromosomenmutationen.

Die Feststellung des Chromosomenmutationsprozentsatzes im Freiland erfolgte in 3 aufeinanderfolgenden Jahren; die Werte für 1948 stellen die Kontrolle zu den Röntgen- und Zephirolversuchen dar und sind bereits veröffentlicht (MARQUARDT 1951a), die Werte für 1949 wurden im Zusammenhang mit noch unveröffentlichten Versuchen ermittelt, während die Werte für 1950 lediglich zur Orientierung an nur 200 Zellen bestimmt wurden.

In allen 3 Jahren schwankte der Mutationsprozentsatz im Freiland in verhältnismäßig engen Grenzen und beträgt durchschnittlich 0,67% bei 1400 analysierten Zellen (Tabelle 1). Wie stets bei *Oenothera* haben die Rekombinationen das Übergewicht über die Fragmentationen; innerhalb der Rekombinationen herrschen die Chromatidtranslokationen deutlich vor.

Entscheidend höhere Mutationsprozentsätze treten dagegen auf, wenn entweder abgeschnittene Infloreszenzen oder Topfpflanzen in konstant 10° C für 6 Tage gebracht worden sind.

Tabelle 1. *Die Chromosomenmutationsprozentsätze der Meiosis von Oenothera Hookeri im Freiland und unter 10° Konstanttemperatur.*

Bedingung	Fragmentation			Rekombination			Chromosomenmutationen %	Analysierte Zellen
	vollständig	lokale Achromasie	Kern-	chromatidal	chromosomal	Rekombination innerhalb		
Freiland 1948	1	1	—	2	—	—	0,67	600
Freiland 1949	—	—	—	3	1	—	0,83	600
Freiland 1950	—	—	—	1	—	—	0,50	200
Insgesamt	1	2	—	6	1	—	0,67	1400
10°-Infloreszenzen 1949	1	1	—	9	16	1	3,50	800
10°-Infloreszenzen 1950	1	1	—	1	4	—	2,33	300
10°-Topfpflanzen 1950 .	—	—	—	2	7	—	2,50	400

An abgeschnittenen Infloreszenzen wurde der Prozentsatz in 2 aufeinanderfolgenden Jahren geprüft, wobei vor allem im Jahr 1949 mit 800 analysierten Zellen besondere Sorgfalt aufgewendet wurde. Die Differenz der beiden erhaltenen Werte, die etwa 1% beträgt, ist im Hinblick auf die Verschiedenheit des physiologischen Zustandes der Pflanzen in verschiedenen Jahren und die Streuung der Prozentsätze bei den verschiedenen Infloreszenzen innerhalb eines Versuches unerheblich.

An Topfpflanzen wurde der Prozentsatz nur im Jahre 1950 mit 400 analysierten Zellen bestimmt. Er unterscheidet sich nicht wesentlich von den Werten bei abgeschnittenen Infloreszenzen. Es ergibt sich somit eine Erhöhung des Mutationsprozentsatzes um etwa das 4—5fache, wenn Infloreszenzen oder Topfpflanzen 6 Tage unter 10° C gehalten werden. Darüber hinaus ist in den Typen ausgelöster Mutationen noch eine qualitative Verschiedenheit aufgetreten: während im Freiland vorwiegend chromatidale Translokationen erhalten werden, überwiegen unter Temperatureinfluß die chromosomal erscheinenden Translokationen.

3. Die Zahl der Endbindungen.

Außer dem Prozentsatz der Chromosomenmutationen wurde an den analysierten Zellen auch die Zahl der Endbindungen als Ausdruck der Chiasmafrequenz festgestellt (Tabelle 2). Bei allen Freilandfixierungen der 3 Jahre erwies sich die durchschnittliche Zahl der Endbindungen mit 13,9 je Zelle bei einem Maximalwert von 14 auffällig konstant.

Tabelle 2. *Die Zahl der Endbindungen in der Meiosis von Oenothera Hookeri im Freiland und unter 10° Konstanttemperatur.*

Bedingung	Zahl der Endbindungen									Durchschnitt je Zelle	Analysierte Zellen
	14	13	12	11	10	9	8	7	6		
Freiland 1948	551	48	1	—	—	—	—	—	—	13,91	600
Freiland 1949	554	42	4	—	—	—	—	—	—	13,91	600
Freiland 1950	185	14	1	—	—	—	—	—	—	13,92	200
10°-Infloreszenzen 1949	36	124	192	194	131	79	29	13	2	11,14	800
10°-Infloreszenzen 1950	81	131	67	16	4	—	1	—	—	12,88	300
10°-Topfpflanzen 1950 .	18	53	98	102	70	42	14	3	—	11,12	400

Die abgeschnittenen Infloreszenzen zeigten nach 6tägiger Einwirkung von 10° C einen deutlichen Rückgang der Zahl realisierter Endbindungen an. Die Werte der beiden untersuchten Jahre sind jedoch untereinander nicht homogen, indem im Jahre 1949 durchschnittlich 1,74 Chiasmen weniger je Zelle zustande kamen als im folgenden Jahr. Da für eine so große Differenz die Streuung zwischen Knospen und Infloreszenzen innerhalb eines Versuches nicht verantwortlich gemacht werden kann, scheint hier eine Auswirkung der zur Zeit des Versuchs herrschenden Freilandtemperatur vorzuliegen, aus der die Infloreszenzen in den temperaturkonstanten Raum kamen. Während im Jahre 1949 die Temperaturen zwischen 27° und 32° C lagen, betrugen sie 1950 in den Vortagen des Versuchs zwischen 16° und 22°.

Gegenüber den abgeschnittenen Infloreszenzen im Jahr 1950 ist die Zahl der Endbindungen je Zelle bei den Topfpflanzen ebenfalls um 1,7 Chiasmen herabgesetzt. Auf eine Temperatur von 10° C reagieren somit die Topfpflanzen mit einer stärkeren Senkung der Endbindungszahl.

Aus den Temperaturversuchen ergibt sich somit, daß in den verschiedenen Jahren und beim Vergleich abgeschnittener Infloreszenzen und Topfpflanzen durchweg zwar gegen die Freilandfixierungen ein Rückgang der Endbindungszahl eintritt, aber gleichzeitig starke Schwankungen zwischen den verschiedenen Versuchsserien auftreten.

D. Diskussion der Ergebnisse.

1. Temperatur und Meiosis.

Der hier erhobene Befund einer Steigerung der Mutationsrate um das 4- bis 5fache durch 6tägige Einwirkung einer Temperatur von 10° C steht nicht vereinzelt. Im Rahmen der Freiburger Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis sind erstmals von Ernst (1938) an der Meiosis von *Antirrhinum* mit konstant hohen, tiefen und Wechseltemperaturen Chromosomenmutationen beobachtet worden, wie sie bisher nur nach Röntgenbestrahlung erhalten wurden. Dieselben Ergebnisse erhielt Straub (1939) an der Meiosis von *Gasteria* nach Einwirkung eines Temperaturschocks.

Während in den genannten Arbeiten keine quantitativen Angaben hierüber gemacht wurden, sind kürzlich von Oehlkers u. Linnert (1951) und Stange (1951) die ersten Prozentsätze bei den *Oenothera*-Bastarden *suaveolens* × *Hookeri* und *Hookeri* × *suaveolens* an abgeschnittenen Infloreszenzen nach 6tägigem Aufenthalt in 10° C bestimmt worden. Dabei mußte aber offen bleiben, ob diese Erhöhung des Mutationsprozentsatzes allein eine Folge der 10°-Temperatur oder gleichzeitig des zusätzlichen Abschneidens war.

Unsere Versuchsanstellung, die neben abgeschnittenen Infloreszenzen auch Topfpflanzen der Tieftemperatur aussetzte, läßt demgegenüber die eindeutige Aussage zu, daß allein durch die 6 Tage dauernde Einwirkung von 10° C eine Steigerung des Chromosomenmutationsprozentsatzes erzielt werden kann. Die so erhaltenen Werte erreichen nahezu den Prozentsatz, wie er nach Röntgenbestrahlung mit 150 r an Freilandtopfpflanzen desselben Objekts erhalten wurde (Marquardt 1951a).

Der Vergleich unserer Werte an abgeschnittenen Infloreszenzen von *Oenothera Hookeri*, einer reinen Art, mit den unter denselben Bedingungen gehaltenen Infloreszenzen des *Oenothera*-Bastards *flavens* · ^{h}*Hookeri* (Oehlkers u. Linnert 1951, Stange 1951) zeigt, daß in jedem Falle der Bastard einen höheren Mutationsprozentsatz aufweist. Dies entspricht der bereits von Oehlkers (1946) publizierten Erfahrung bei Einwirkung eines Äthylurethan-Kaliumchloridgemisches auf beide Formen.

Wie in allen bisherigen Versuchen mit mutagenen Agenzien treten auch nach Kälteeinwirkung die Fragmentationen bei *Oenothera* gegenüber den Rekombinationen zurück. Da wir nicht nur die vollständigen Fragmentationen, sondern auch ihre Vorstufen, die lokalen und Kernachromasien (Marquardt 1950, 1951) erfaßt haben, läßt sich feststellen, daß die Häufigkeit der letzteren hier *nicht* ansteigt, sondern die gesamte Zunahme der Mutationen von den Rekombinationen geleistet wird. An dieser Stelle scheint eine deutliche verschiedene Reaktion sowohl gegenüber den Röntgenstrahlen als starkem, wie gegenüber Zephirol als schwächerem mutagenen Agens vorzuliegen. Bei ihnen wird nähmlich der Anstieg der Mutationsrate auch von den Fragmentationstypen mitverursacht, indem nach Röntgenbestrahlung vollständige Fragmente und die Vorstufen, nach Zephirolbehandlung wenigstens die Vorstufen deutlich zunehmen.

2. Temperatur und Mitose.

Im Gegensatz zu den Ergebnissen an der Meiosis ist eine mutagene Wirkung der Temperatur an der Mitose bzw. den prämeiotischen Ruhekernen nicht

beobachtet worden. So konnte BRAUER (1950) durch hohe, tiefe und Wechseltemperaturen bei *Vicia faba* trotz darauf ausgerichteter Untersuchung keine Erhöhung der spontanen Chromosomenmutationsrate finden.

Ebenso sind bei der Analyse der „differential segments", die nach Tiefentemperatur vor allem bei *Trillium* untersucht wurden, keine Chromosomenmutationen beschrieben worden (DARLINGTON und LA COUR 1938, 1940, 1941; WILSON und BOOTHROYD 1941, 1944; BAILEY 1949; SALORD 1949, LA COUR 1951). Ausgenommen müssen hiervon allerdings die „olistherochromatischen" Zonen der nukleolenbildenden Chromosomen werden, die nach PINTO-LOPES und RESENDE (1949) bereits unter Normalbedingungen zu Fragmentationen und Rekombinationen der Schwesterchromatiden neigen.

Schließlich ist auch im Rahmen der ausgedehnten Kombinationsversuche von Temperatur und mutagenen Agenzien vor allem an *Tradescantia*-Pollenmitosen nirgends die selbständige Auslösung von Chromosomenmutation durch extreme Temperaturen festgestellt (Literaturzusammenstellung in LEA 1946, MARQUARDT 1949).

Während bei diesen Untersuchungen stets die ersten Kernteilungen nach der Behandlung analysiert wurden, ist bei der genetischen Methode der Zeitpunkt der Einwirkung und der Mutationsfeststellung durch 1—3 Generationen voneinander getrennt. Tatsächlich liegt aber dasselbe methodische Prinzip zugrunde: Temperatureinwirkung auf die allerdings in einem abgewandelten Zustand befindlichen Intermitosekerne der tierischen Spermien bzw. pflanzlichen Pollen. Da bereits die sich rasch teilenden Zellen der somatischen und die haploiden der Pollenmitose keine mutagene Wirkung der Temperatur erkennen lassen, könnte erwartet werden, daß gerade durch den besonderen Zustand der reifen Spermien und durch die späte Erfassung der mutagenen Wirkung erst recht negative Resultate auftreten. Sie sind vor allem in früheren Arbeiten meistens erhalten worden (vgl. STUBBE 1939), es ist aber auffällig, daß neuerdings mehrere positive Ergebnisse, d. h. gesicherte Erhöhung der Mutationsrate nach Temperatureinwirkung mitgeteilt wurden (vgl. die Zusammenstellung in BAKER 1949).

3. Die Empfindlichkeit von Mitosis und Meiosis gegenüber mutagenen Agenzien.

In ihrer Wirkung sowohl auf Mitosis wie auf Meiosis sind bis heute nur Röntgenstrahlen und Äthylurethan als mutagene Agenzien untersucht worden. Beide bewirken aber in beiden Kernteilungstypen Chromosomenmutationen. Im Gegensatz zu ihnen steht nach den bisherigen Ausführungen die Temperatur, die zwar in der Meiosis von *Oenothera Hookeri*, nicht aber in den Mitosen der untersuchten Objekte mutagen wirkt. Da diese Feststellungen aber an verschiedenen Objekten gemacht worden sind, wäre die einfachste Interpretation für die beobachtete Differenz in der Reaktion von Mitosis und Meiosis die Annahme einer herausfallenden Empfindlichkeit gerade der Meiosis von *Oenothera Hookeri*.

Aus 2 Gründen halten wir diese Interpretation für nicht stichhaltig. Zunächst ist sowohl an der Meiosis von *Antirrhinum* (ERNST 1938) wie von *Gasteria* (STRAUB 1939) eine mutationsauslösende Wirkung verschiedener Extremtemperaturen beobachtet worden, obwohl beide Untersuchungen gar nicht dieses Ziel verfolgten; das hier interessierende Ergebnis hat sich vielmehr geradezu aufgedrängt. Darüber hinaus hat sich *Oenothera Hookeri* dem Bastard *flavens* · ^{h}*Hookeri* gegenüber

viel mutationsträger erwiesen und zwar sowohl bei Einwirkung des Äthylurethan-Kaliumchloridgemisches (Oehlkers 1946), der Röntgenstrahlen (Marquardt 1951, Stange 1951) und der Temperatur (vgl. den 1. Abschnitt der Diskussion). Dasselbe ergibt sich bei einem Vergleich der Röntgenwirkung auf *Oenothera Hookeri* und *Paeonia tenuifolia*: bei einer Dosis von 200 r waren die aufgetretenen Chromosomenaberrationen von *Paeonia* nicht mehr analysierbar (Oehlkers u. Marquardt 1950), während *Oenothera Hookeri* bei 300 r (Marquardt 1951) und *flavens · hHookeri* bei 450 r (Stange 1951) noch eine einwandfreie Erfassung der Chromosomenmutationen ermöglichten.

Es kann daher nach unserer Auffassung der berechtigte Schluß gezogen werden, daß ganz allgemein die Meiosis gegen Temperatur als mutagenem Agens eine empfindlichere Reaktion zeigt als die Mitosis. Es wird daher zu prüfen sein, ob dies auch für andere mutationsauslösende Einwirkungen zutrifft.

Für die Deutung einer derartigen erhöhten Reaktionsbereitschaft meiotischer Chromosomen kommen 2 Gesichtspunkte in Betracht. Zunächst erfährt die prämeiotische Zelle und ihr Kern auffällige morphologische und wahrscheinlich auch zytochemische Veränderungen, durch welche sie leicht von den umliegenden somatischen Zellen und Kernen unterschieden werden kann. Im Zusammenhang damit konnten wir bei der Untersuchung spontaner Translokationen wahrscheinlich machen, daß ihre Mutations-Rate im pflanzlichen Archespor höher liegt als im intensiv sich teilenden somatischen Gewebe (Marquardt 1941).

Bedeutungsvoller dagegen erscheint uns als 2. Gesichtspunkt die verschiedene Ablaufgeschwindigkeit von Mitosis und Meiosis: Während die Mitose in wenigen Stunden durchlaufen wird und dabei die Kontraktionsvorgänge der Chromosomen schnell und ohne Unterbrechung vor sich gehen, benötigt die Meiosis von *Liliaceen* unter Normalbedingungen etwa 7 Tage (Marquardt 1937, Straub 1937, Wiebalck 1940, 1941,) diejenigen von *Antirrhinum* 2—3 Tage (Ernst 1938), von *Oenothera flavens · hHookeri* 4—5 Tage (Linnert 1951). Die meiste Zeit entfällt dabei auf die Prophase, in der die Kontraktion der Chromosomen nur langsam geschieht und in welcher das diffuse Stadium (Tischler 1943 S. 433) zwischen Pachytän und Diplotän eine starke zytochemische Veränderung an den Chromosomen und damit eine deutliche Unterbrechung der Chromosomenkontraktion zu bedeuten scheint.

Dementsprechend können sowohl im ruhenden, prämeiotischen Kern wie auch während der langhingezogenen Prophase der Meiosis nicht nur bis zum Lepto/Zygotän (Marquardt 1937), sondern bis zum Pachytän (Linnert 1950, 1951) Chromosomenmutationen induziert werden.

4. Die Wirkung der Temperatur auf die Chiasmafrequenz.

Der hier erhobene Befund einer Senkung der Zahl realisierter Endbindungen in der Diakinese als Ausdruck der Chiasmafrequenz entspricht den früheren Befunden von Oehlkers und seiner Schule (Zusammenfassung bis 1937 bei Oehlkers 1937, ferner Zürn 1937 und 1939, Wiebalck 1940, Straub 1939).

In einer umfangreichen Serie von Arbeiten sind hier die wesentlichen äußeren und inneren Bedingungen herausgearbeitet worden, welche für die Chiasmafrequenz bzw. die Zahl der Endbindungen in der Prophase der Meiosis verantwortlich sind.

Während OEHLKERS (1935, 1936) in seinem Material eine Reproduzierbarkeit der Endbindungszahl unter konstanter Temperatur in den verschiedenen Jahren der Versuchsdurchführung fand, stimmen bei *Oenothera Hookeri* zwar die Freilandwerte auffällig miteinander überein, nicht aber die Werte nach 6tägiger Einwirkung von 10° auf abgeschnittene Infloreszenzen. Da wir dies Verhalten der Endbindungen stets nur nach 6 Tagen und nicht, wie OEHLKERS, täglich prüften, ist eine Deutung dieses Befundes nicht ohne weiteres möglich. Vielleicht liegt hier eine Auswirkung der Außentemperaturen in den beiden Versuchsjahren vor: Während im Jahr 1949 hohe Freilandtemperaturen herrschten und die abgeschnittenen Infloreszenzen einen Temperaturschock von 26—30° auf 10° erlitten, kamen im Jahr 1950 die Infloreszenzen aus einer mehrtägigen, kühlen Wetterperiode in die Kältekammer. Der Temperatursprung erfolgte infolgedessen nur von 16 bis 20° auf 10° C. Dementsprechend lag im Jahr 1950 sowohl die Chiasmafrequenz um etwas mehr als 1 Chiasma je Zelle höher und parallel damit fanden sich Chromosomenmutationen gegenüber dem Vorjahr seltener.

Eine ebenfalls auffällige Differenz, die sich jedoch nur in der Chiasmafrequenz und nicht in der Chromosomenmutationsrate ausprägt, besteht zwischen den Topfpflanzen und den abgeschnittenen Infloreszenzen. Auch hier ist eine sichere Deutung ohne Erfassung der Werte an den anderen Tagen nur schwer möglich; nach den Ergebnissen von OEHLKERS und seiner Schule könnte die geringere Chiasmafrequenz der Topfpflanzen durch eine unzureichende Wasserversorgung im Vergleich zu den abgeschnittenen Infloreszenzen hervorgerufen sein. Nach den neueren Befunden von LINNERT (1951) muß auch an eine verschiedene Ablaufgeschwindigkeit der Meiosis in den beiden Zuständen der Oenotheren gedacht werden. In diesem Falle wäre aus der Verschiedenheit der beiden Prozentsätze überhaupt kein Schluß auf physiologische Ursachen zu ziehen.

5. Die Deutung der Temperaturwirkung.

Ein Einfluß der Temperatur auf die Häufigkeit ausgelöster Chromosomenmutationen ist bisher nur in Kombinationsexperimenten mit kurzwelligen Strahlen festgestellt worden. Tiefe Temperatur erhöht dabei die Zahl der Rekombinationen und läßt die Fragmentationshäufigkeit konstant; hohe Temperatur umgekehrt hält den Prozentsatz der Aberrationen tiefer als bei Versuchen unter Zimmertemperatur (Zusammenstellung in LEA 1946). Da auf die Mitose weder die Temperatur allein chromosomenmutationsauslösend wirkt, noch die Fragmenthäufigkeit in den Kombinationsexperimenten verändert wird, richtete sich die Deutung der Temperaturwirkung von vornherein nicht auf eine Beeinflussung des primären Vorgangs der Bruchauslösung. Nicht die Zahl der ausgelösten Brüche sollte nach SAX (1941) und den anderen Autoren bei Kombination mit Temperatur verändert werden, sondern allein die an die Bruchauslösung anschließenden Sekundärvorgänge. Nach dieser Interpretation würden bei tiefer Temperatur die Restitutionsvorgänge, d. h. die Ausheilung der Brüche zum Ausgangszustand zurück gebremst werden, so daß zur Bildung von Rekombinationen (Translokationsfiguren und ähnliche Bilder) zahlreichere Brüche zur Verfügung stehen; bei hoher Temperatur umgekehrt würde durch eine Intensivierung des Restitutionsprozesses eine größere Zahl von Brüchen abgefangen werden, so daß die Zahl sichtbar werdender Rekombinationen absinkt.

Neuere Untersuchungen aber, die zunächst mit dieser Frage nicht in Zusammenhang gebracht wurden, lassen die alleinige Berechtigung einer derartigen Deutung zweifelhaft erscheinen. Giles und Riley (1950) fanden an *Tradescantia*-Pollenmitosen bei Bestrahlung in O_2-Atmosphäre eine starke Zunahme der Zahl ausgelöster Rekombinationen, wobei durch eine geschickte Versuchsanstellung wahrscheinlich gemacht wurde, daß diese O_2-Wirkung nicht über die Sekundärreaktionen *nach* der Bruchauslösung erfolgt, sondern, daß die Zahl der ausgelösten potentiellen Brüche direkt erhöht wird. Durch eine Zunahme des O_2-Gehaltes der Luft, der sich durch einen zunächst physikalischen Lösungsvorgang auch dem Protoplasten mitteilt, werden somit die Chromosomen des Ruhekerns bruchempfindlicher.

Derselbe Effekt einer Erhöhung des O_2-Gehaltes im Protoplasten wird aber auch durch tiefe Temperatur erzielt: Während bei 25° in 1000 cm³ H_2O aus der normalen Atmosphäre (O_2-Partialdruck etwa 150 mm) 5,78 cm³ O_2 in Lösung gehen, nimmt bei der von uns verwendeten Temperatur von 10° C dagegen das Wasser 7,87 cm³ O_2 auf. Wenn daher der rein physikalische Lösungsvorgang von O_2 eine entscheidende Rolle spielt, ist auch bei Bestrahlung in tiefer Temperatur das Sauerstoffangebot im Zellkern größer. Genau wie in den O_2-Kombinationsversuchen muß dann auch hier der Schluß gezogen werden, daß durch die erhöhte O_2-Löslichkeit bei tieferen Temperaturen das Chromosom bruchempfindlicher wird, d. h. daß auch in den Temperatur-Bestrahlungsexperimenten bei tieferer Temperatur die Anzahl ausgelöster potentieller Brüche zunimmt.

Diese Konsequenzen aus den Kombinationsversuchen mit Sauerstoff, Röntgenstrahlen und tiefer Temperatur haben auch für die Interpretation unserer Untersuchungen wesentliche Bedeutung, bei denen die Temperatur der einzige experimentelle Faktor ist. Ein Vergleich der Temperaturwirkung auf Mitosis und Meiosis ergab, daß die letztere Kernteilung wesentlich empfindlicher reagiert, indem im Gegensatz zur Mitose sowohl Temperaturschock wie konstante Tieftemperatur chromosomenmutationsauslösend wirkt. Unter diesem Gesichtspunkt kann daher geschlossen werden, daß beispielsweise in den Kombinationsversuchen von Temperatur und Bestrahlung in der Mitose zwar die Chromosomen „unterschwellig" bruchempfindlich geworden sind, aber der zusätzlichen Bestrahlung bedurften, um real nachweisbare Chromosomenmutationen zu ergeben. In unseren Versuchen dagegen genügt bei der hohen Empfindlichkeit der Chromosomen in Meiosis und Prämeiosis allein die Temperatur, um die Erhöhung der Bruchempfindlichkeit in Chromosomenumbauten manifest werden zu lassen.

Das wesentliche unserer Interpretation der Temperaturwirkung besteht also einmal in der Annahme, der Angriffspunkt liege in dem Vorgang der Bruchentstehung, zum anderen in der Annahme, die Temperatur wirke auf dem Weg über die veränderte O_2-Löslichkeit.

Die erste Annahme ist mit der von uns entwickelten Grundvorstellung über die Bildung potentieller Brüche gut vereinbar (Marquardt 1950). Wir unterschieden eine Phase in dem Formwechsel des Zellkerns, in welcher bestimmte Bindungen im Längsgerüst des Chromosoms, die Lockerstellen, labil und beeinflußbar sind, von einer 2. Phase, in welcher eine Verfestigung dieser Bindungen eventuell durch Anlagerung von Desoxyribose-Nukleinsäure erfolgt. Gerade in der Meiosis, wo vermutlich die Chiasmabildung ebenfalls mit dieser Phasenaufeinanderfolge

verknüpft ist, liegt die Vorstellung nahe, daß bereits eine temperaturinduzierte Änderung des Zelizustandes genügt, um hier Störungen zu setzen, welche als Chromosomenmutationen manifest werden.

Die zweite Annahme ist experimentell nachprüfbar: wenn die Temperaturwirkung tatsächlich über eine Änderung des O_2-Gehaltes erfolgt, dann müssen auch durch Erhöhung der O_2-Spannung allein vor und während des meiotischen Ablaufs Chromosomenmutationen auszulösen sein. Ferner müßte durch Kombination von Tieftemperatur mit Erhöhung des O_2-Gehaltes der Luft die Chromosomenmutationsrate eine statistisch zu sicherndeErhöhung erfahren. Derartige Versuche befinden sich zur Zeit in Vorbereitung.

6. Die Beziehungen von Mutationsrate und Chiasmafrequenz.

Bei unseren Temperaturversuchen fällt eine deutliche Korrelation zwischen der Mutationsrate und der Chiasmafrequenz auf: Einer nahezu vollständigen Realisation möglicher Endbindungen als Ausdruck der Chiasmafrequenz entspricht bei den Feldpflanzen eine niedere Mutationsrate. Mit einer Abnahme der Zahl realisierter Endbindungen steigt gleichzeitig der Mutationsprozentsatz an, bis schließlich bei den 10°-Infloreszenzen sowohl der tiefste Chiasmawert wie die höchste Mutationsrate erreicht ist. Nur bei den 10°-Topfpflanzen liegt im Verhältnis zu der Chiasmafrequenz die Mutationsrate vielleicht zu niedrig.

Es wäre verlockend, aus dieser auffälligen Parallelität Schlüsse auf Gemeinsamkeiten der Entstehungsweise von Chiasmen und Chromosomenumbauten zu ziehen. Leider widersprechen aber die Erfahrungen mit anderen mutationsauslösenden Agenzien häufig denjenigen mit der Temperatureinwirkung. In Tabelle 3 haben wir die bisher festgestellten Reaktionen der Chiasmafrequenz und der Mutationsrate auf physikalische und chemische, mutagene Agentien zusammen-

Tabelle 3. *Die Beziehung von Mutationsrate und Chiasmafrequenz.*

Behandlung	Objekt	Mutationsrate	Chiasmafrequenz	Autor
Freiland-Röntgenbestrahlung	*Oe. Hookeri*	++	—	MARQUARDT 1951 a
	Vicia faba	++	Senkung	MARQUARDT 1951 b
Freiland-Zephirol (Transpirationsstrom)	*Oe. Hookeri*	+	—	MARQUARDT 1951 a
Freiland-Samenextrakt (*Oe*)-Injektion	*Paeonia tenuifolia*	+	Senkung	MARQUARDT im Druck
Freiland-Äthylurethan + KCl-Injektion	*Paeonia tenuifolia*	++	Senkung	MARQUARDT (im Druck)
KCl-abgeschnittene Infloreszenzen 10°	*Oe. flavens. Hookeri*	?	Senkung	OEHLKERS 1949
Äthylurethan, abgeschnittene Infloreszenzen 10°	*Oe. flavens. Hookeri*	+	Erhöhung	OEHLKERS 1949
Putrescinhydrochlorid, abgeschnittene Infloreszenzen 10°	*Oe. Hookeri*	++	—	MARQUARDT (im Druck)
Oe-Samenextrakt abgeschnittene Infloreszenzen 10°	*Oe. Hookeri*	—	Senkung	MARQUARDT (im Druck)

+ = Erhöhung; — = keine Einwirkung; *Oe* = *Oenothera*.

gestellt. Dabei ergibt sich, daß praktisch alle denkbaren Verhaltungsweisen realisiert sein können: Erhöhung der Mutationsrate mit und ohne Rückwirkung auf die Chiasmazahl; in den meisten Fällen ist die letztere erniedrigt. Fehlen einer statistisch zu sichernden Mutagenität bei gleichzeitiger, starker Senkung der Chiasmafrequenz und schließlich bei 2 verschiedenen Objekten bei ein und demselben Agens (Röntgenstrahlen) entgegengesetzte Ergebnisse: bei *Oenothera Hookeri* mit terminalisierenden Chiasmen keine Reaktion der Chiasmen, bei *Vicia faba* mit lokalisierten Chiasmen dagegen nachdrückliche Senkung.

Die einzelnen in der Tabelle aufgeführten Befunde sind so angeordnet, daß in der oberen Hälfte die Experimente an Freilandpflanzen, in der unteren Hälfte die bei 10° Konstanttemperatur durchgeführten Versuche zusammengestellt sind. Ein Vergleich beider Gruppen zeigt keine wesentliche Verschiedenheit hinsichtlich der Beziehungen von Chiasmafrequenz und Mutationsrate. Auch innerhalb der bei 10° vorgenommenen Einwirkung von Chemikalien ist kein einheitliches Verhalten deutlich.

Es ergibt sich somit aus dieser Zusammenstellung des bisher erarbeiteten Materials, daß bei verschiedenen mutagenen Agenzien die Auswirkung auf die Chiasmafrequenz verschieden ist und daher nicht vorausgesagt werden kann. Daraus muß geschlossen werden, daß die Wirkungsweise der bisher untersuchten Agenzien auf Chiasmafrequenz und Mutationsrate komplexerer Natur ist, als es die Temperaturversuche allein vermuten ließen. Es bedarf daher noch weiterer Untersuchungen, um das Verhältnis von Chiasmafrequenz und Mutationsrate für eine Deutung des Mechanismus der Entstehung von Chiasmen und Chromosomenmutationen einzusetzen.

Zusammenfassung.

1. In 3 aufeinanderfolgenden Jahren beträgt die spontane Chromosomenmutationsrate in der Diakinese der Meiosis von *Oenothera Hookeri* mit nur unwesentlichen Schwankungen 0,67%.

2. In 2 aufeinanderfolgenden Jahren beträgt die Chromosomenmutationsrate abgeschnittener, in destilliertem Wasser und 6 Tage bei konstant 10° C gehaltener Infloreszenzen 2,3 bzw. 3,5%.

3. Die Rate von Topfpflanzen nach 6tägigem Aufenthalt in 10° C unterscheidet sich mit 2,5% nicht von derjenigen abgeschnittener Infloreszenzen.

4. Die durchschnittliche Zahl der Endbindungen in der Diakinese beträgt in allen 3 Untersuchungsjahren im Freiland 13,9%.

5. Abgeschnittene Infloreszenzen zeigen unter den oben genannten Versuchsbedingungen in 2 aufeinanderfolgenden Jahren mit 11,1 bzw. 12,9 Endbindungen statistisch verschiedene Werte.

6. Topfpflanzen haben mit 11,1 weniger Endbindungen als der entsprechende Parallelversuch mit abgeschnittenen Infloreszenzen (12,9).

7. Aus den Befunden wird geschlossen, daß die Meiosis gegenüber Temperatur hinsichtlich der Bereitschaft zu Chromosomenmutationen empfindlicher als die Mitose reagiert.

8. Im Gegensatz zu den bisherigen Deutungen auf Grund von Mitoseuntersuchungen wird die Wirkungsweise der Temperatur in einer Erhöhung der Zahl

potentieller Brüche gesehen; es wird die Hypothese begründet, daß die tiefe Temperatur über eine Erhöhung der O_2-Löslichkeit im Wasser des Protoplasten wirkt.

9. Bei den Temperaturversuchen besteht eine deutliche Korrelation zwischen Chiasmafrequenz und Mutationsrate. Die zahlreichen anderen, in dieser Beziehung geprüften mutagenen Agenzien lassen keine strenge Regelmäßigkeit in dem Verhältnis von Chiasmahäufigkeit und Mutationsrate erkennen.

Literatur.

BAILEY, P. C.: Differential chromosome segments in *Trillium erectum*. Bull. Torrey Bot. Club **76**, 319 (1949). — BAKER, W. K.: The production of chromosome interchanges in *Drosophila virilis*. Genetics **34**, 167 (1949). — BRAUER, I.: Experimentelle Untersuchungen an Wurzelspitzenmitosen von *Vicia faba* III: Einfluß der Temperatur. Planta (Berl.) **38**, 91 (1950). — DARLINGTON, C. D., and L. LA COUR: Differential reactivity of the chromosomes. Ann. Bot. **2**, 615 (1938). — Nucleic acid starvation of chromosomes in *Trillium*. J. Genet. **40**, 183 (1940). — The detection of inert genes. J. Hered. **32**, 115 (1941). — ERNST, H.: Meiosis und Crossing over. Zytologische und genetische Untersuchungen an *Antirrhinum majus* L. Z. Bot. **33**, 241 (1938/39). — GILES, N. H., und H. P. RILEY: Studies on the mechanism of the oxygen effect on the radiosensitivity of *Tradescantia*-chromosomes. Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. **36**, 337 (1950). — LA COUR, L. F.: Heterochromatin and the organisation of nucleoli in plants. Heredity **5**, 37 (1951). — LEA, D. E.: Actions of radiations on living cells. Cambridge 1946. — LINNERT, G.: Die Einwirkung von Chemikalien auf die Meiosis. Z. Vererbungslehre **83**, 422 (1951). — Die Bestimmung des Zeitpunktes für das Auftreten von Chromosomenmutationen in der Meiosis von *Oenothera* nach experimenteller Einwirkung. Z. Vererbungslehre **83**, 414 (1951). — MARQUARDT, H.: Der Stückaustausch zwischen nicht-homologen Chromosomen in der Mitosis und Meiosis. Ber. dtsch. bot. Ges. **55**, 149 (1937). — Über Bau, Häufigkeit und Auswirkungen der spontanen Translokationen. Flora (Jena) **35**, 239 (1941). — Das Verhalten röntgeninduzierter Viererringe mit großen interstitiellen Segmenten bei *Oenothera Hookeri*. Z. Vererbungslehre **82**, 415 (1948). — Die Schädigung des Zellkerns durch Röntgenbestrahlung. Experientia **5**, 31 (1949). — Neuere Auffassungen über einige Probleme aus der Pathologie der Kernteilung. Naturwiss. **37**, 416, 433 (1950). — Die Auslösung von Chromosomenmutationen durch Röntgenstrahlen und durch die Invertseife Zephirol in der Meiosis von *Oenothera Hookeri*. Z. Vererbungslehre **83**, 513 (1951a). — Die Wirkung der Röntgenstrahlen auf die Chiasmafrequenz in der Meiosis von *Vicia faba*. Chromosoma **4**, 232 (1951b). — Abbauprodukte körpereigener Stoffe als mutagene Agentien. Proc. 7. Internat. Congr. Bot. Stockholm (im Druck). — OEHLKERS, F.: Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis I. Z. Bot. **29**, 1 (1935). — Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis III. Z. Bot. **30**, 253 (1936). — Neue Versuche über zytologisch genetische Probleme (Physiologie der Meiosis). Biol. Zbl. **57**, 126 (1937). — Die Auslösung von Chromosomenmutationen in der Meiosis durch Einwirkung von Chemikalien. Z. Vererbungslehre **81**, 313 (1943). — Weitere Versuche zur Mutationsauslösung durch Chemikalien. Biol. Zbl. **65**, 176 (1946). — Mutationsauslösung durch Chemikalien, S. 1—40. Heidelberg 1949. — OEHLKERS, F., u. G. LINNERT: Neue Versuche über die Wirkungsweise von Chemikalien bei der Auslösung von Chromosomenmutationen. Z. Vererbungslehre **83**, 136 (1949). — Weitere Untersuchungen über die Wirkungsweise von Chemikalien bei der Auslösung von Chromosomenmutationen. Z. Vererbungslehre **83**, 485 (1951). — OEHLKERS, F., u. H. MARQUARDT: Die Auslösung von Chromosomenveränderungen durch Injektion wirksamer Substanzen in die Knospen von *Paeonia tenuifolia*. Z. Vererbungslehre **83**, 299 (1950). — PINTO-LOPES, J., y F. RESENDE: The role of the chromatic agglutination in the origin of mutations. Port. Acta Biol. (Lisboa) A **2**, 325 (1949). — RILEY, H. P., and N. H. GILES: The effect of oxygen on the frequenz of X-ray induced chromosomal aberrations in *Tradescantia* microspores. Genetics **35**, 131 (1950). — SALORD, J.: The action of temperature on the chromosomic structure of *Trillium*. Port. Acta Biol. (Lisboa) A **2**, 337 (1949). — SAX, K.: Cold Spring. Harbor. Symp. Quant. Biol. **9**, 93 (1941). — SPARROW, R. C., and A. H. SPARROW: Spontaneous chromosomes-fragmentation in *Trillium erectum*. Amer. Naturalist **84**, 477 (1950). — STANGE, L.: Untersuchungen über

den Einfluß von Begleitfaktoren auf die mutationsauslösende Wirkung der Röntgenstrahlen. Z. Vererbungslehre **83**, 485 (1951). — Straub, J.: Die Wirkung von Temperaturstößen auf die Reduktionsteilung. Ber. dtsch. bot. Ges. **55**, 160 (1937). — Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis. VII. Z. Bot. **32**, 225 (1937/38). — Polyploidieauslösung durch Temperaturwirkung. Z. Bot. **34**, 385 (1939). — Stubbe, H.: Genmutation I. Allgemeiner Teil. In Handbuch der Vererbungswissenschaft, Bd. II. Berlin 1938. — Tischler, G.: Allgemeine Pflanzenkaryologie. 2. Hälfte: Kernteilung und Kernverschmelzung. In Handbuch der Pflanzenanatomie, S. 433. Berlin 1943. — Wiebalck, U.: Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis. Reifeteilung und Kohlenhydratspiegel der Pflanze. Z. Bot. **36**, 161 (1940/41). Wilson, G. B., and E. Z. Boothroyd: Studies in differential reactivity. I. The rate and degree of differentiation in the somatic chromosomes of *Trillium erectum*. Can. J. Res. C **19**, 400 (1941). — Temperature induced differential contraction in the somatic chromosomes of *Trillium erectum*. Can. J. Res. C **22**, 105 (1944). — Zürn, K.: Die Bedeutung der Plastiden für den Ablauf der Meiosis. Jb. Bot. **85**, 706 (1937). — Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis. Z. Bot. **34**, 273 (1939).

Prof. Dr. Dr. Hans Marquardt, Freiburg i. Br.
Forstbotanische Abteilung der Universität, Schaenzlestr. 9/11.

Zeitschrift für indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 84, S. 182—212 (1952).

Aus dem Zoologisch-vergleichend Anatomischen Institut der Universität Zürich.

NATÜRLICHE POLYPLOIDIE BEI DEN PLANARIEN *DENDROCOELUM LACTEUM* (MÜLLER) UND *DENDROCOELUM INFERNALE* (STEINMANN)*.

Von

Ernst Aeppli.

Mit 31 Textabbildungen.

(Eingegangen am 6. Oktober 1951.)

Inhalt.

Seite

A. Einleitung 182
B. Material und Methoden 183
C. Ergänzungen zur Monographie des *Dendrocoelum infernale* 184
I. Die neue Fundstelle 184
II. Äußere Morphologie 184
III. Innere Morphologie 184
IV. Beobachtungen über Beutefang und Freßakt 186
D. Nachweis und Auswirkungen der Polyploidie 188
I. Die Chromosomenverhältnisse 188
1. Die Chromosomengarnitur von *Dendrocoelum infernale* 188
2. Die Chromosomengarnitur von *Dendrocoelum lacteum* 193
3. Vergleich und Homologiebeziehungen der Chromosomengarnituren 195
II. Die Kernverhältnisse 199
III. Die Zellen-, Gewebe- und Organverhältnisse 201
IV. Ökologische Beobachtungen und Experimente 203
1. Das Wohnwasser 203
2. Die Vorzugstemperatur 204
3. Die Widerstandsfähigkeit gegen Temperaturschocke 206
4. Die Widerstandsfähigkeit gegen Gifte 207
E. Besprechung der Resultate 209
Zusammenfassung 210
Literatur 211

A. Einleitung.

Mit dem Bau des Fätschbachkraftwerkes bei Linthal, an der Glarner Seite des Klausenpasses (Kanton Glarus, Schweiz), wurde unserem Institut durch den das dortige Quellengebiet bearbeitenden Geologen erstmals eine augenlose weiße Planarie vermittelt. Herrn Dr. H. Stauber gebührt für seine wertvolle Aufmerksamkeit unser bester Dank.

Sie wurde als *Dendrocoelum infernale* (Steinmann), eine bis jetzt vorwiegend aus der Schweiz von wenigen Fundstellen bekannte Höhlentriclade (Steinmann 1911 und 1913) identifiziert. Einzelfunde wurden auch aus dem Elsaß und den Vogesen gemeldet (de Beauchamp 1932). Aus der Fülle der sich stellenden Vergleichsprobleme zu der ihr nahestehenden Art *Dendrocoelum lacteum* (Müller) drängte sich eine Untersuchung über die Chromosomenverhältnisse auf. Da sich

* Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. Steiner, danke ich herzlich für die Überlassung des Arbeitsthemas und seine wertvollen Ratschläge im Laufe der Untersuchungen. Besondere Anerkennung gebührt Herrn Privatdozent Dr. H. Gloor für mannigfache Hilfe.

D. infernale als polyploid erwies, öffneten sich weitere Fragestellungen vor allem in allgemein genetischer, zytologischer und physiologischer Richtung.

Die vorliegenden Untersuchungen befassen sich zur Hauptsache mit den Grundlagen polyploiden Verhaltens zweier geschlechtlich sich fortpflanzender Vertreter des Tierreiches. Bisherige Fälle natürlicher Polyploidie waren in der Regel mit Parthenogenese gekoppelt. Die, zum Teil in engem Zusammenhang mit dem Hauptziel stehenden, ökologischen, morphologischen und physiologischen „Randgebiete" der Veröffentlichung können nicht mehr als Hinweise sein.

B. Material und Methoden.

Für die Hauptuntersuchungen am *D. infernale* wurden Individuen der Fundstelle am Klausen („Population Klausen"), für diejenigen am *D. lacteum* Tiere aus der Limmat, dem Abfluß des Zürichsees, verwendet („Population Limmat"). Im experimentellen Teil erfuhr dieses Material eine Erweiterung durch die Arten *Planaria alpina* (Dana), *Planaria lugubris* O. Sch. und *Planaria gonocephala* Dugés. Die beiden letzten Arten entstammten dem Standort „Limmat" von denselben Steinen wie *D. lacteum*, die *Pl. alpina* dem Fundort „Klausen", wo sie sich mit *D. infernale* ebenfalls an denselben Steinen, häufiger aber ungefähr 50 m weiter talwärts im Quellbach findet.

Das gesammelte Material konnte in jedem Falle innerhalb dreier Stunden und mit Temperaturschwankungen von höchstens 4° C ins Laboratorium verbracht werden. Dort wurden die Populationen „Limmat" im üblichen Planarienbecken mit schwach fließendem Wasser, die die Populationen „Klausen" in emaillierten Schubladen eines Kühlschrankes gehalten (Wassermenge: 4 Liter; Wasserwechsel: wöchentlich einmal). Die jährlichen Temperaturschwankungen betrugen für das Becken 12—17° C, für die Schubladen 5—8° C. Monatlich einmal wurde den Tieren für 2—3 Tage ein zerschnittenes Stückchen frische Schweinemilz als Nahrung verabreicht.

Als Fixiermethoden kamen diejenigen von Steinmann 1913 zur Anwendung. Die 10 μ dicken Paraffinschnitte durchliefen die Azanfärbung nach Heidenhain (Romeis 1948), wobei, zur Verhinderung der sonst auftretenden Überfärbungen, folgende, von der Literatur abweichende Zeiten für die einzelnen Stufen gewählt wurden: Azokarmin (nach Vorwärmen auf 56—60° C) 5—7 min; Alkoholische Anilinlösung 5 min; Essigsaurer Alkohol 20 sec; Wäßrige Phosphorwolframsäure 5%ig 30—60 min; Anilinblau-Orange-Essigsäure 30 min und sofortiges Differenzieren in 96%igem Alkohol (kurz, 10 sec.); dann Einschluß über abs. Alkohol-Xylol in Balsam.

Die Chromosomen wurden durchwegs in Orzein-Essigsäure-Quetschpräparaten dargestellt. Eine dünne Schicht gewöhnlichen Eiweißglyzerins (kleiner Tropfen mit Fingerspitze gleichmäßig verreiben) wird auf der Oberseite eines Objektträgers von unten her bis zum Aufsteigen weißer Dämpfe über einer Gasflamme erhitzt. Dadurch bildet sich ein von bloßem Auge gerade noch sichtbarer Film als Haftgrund für die aufgequetschten Gewebeteile und Zellen. Auf den so vorbereiteten, erkalteten Objektträger werden lebende Planarienfragmente (Querschnitte von 1—2 mm Durchmesser) sofort nach der Schnittführung mit einigen Tropfen Orzein-Essigsäure (2 g Orzein auf 100 cm³ 60%ige Essigsäure) überschüttet. Fortgesetztes Durchstechen des Gewebestückes mit 2 feinen Seziernadeln während der 5 min dauernden Färbezeit begünstigt eine gleichmäßige, intensive Ausfärbung. Nach Entfernung übrig bleibender Farblösung wird unter der mit leichtem Druck aufgesetzten großen Decklamelle 70%ige Essigsäure mit Hilfe von Filterpapier durchgesogen (Entfernung von nichtresorbierter Farblösung im Gewebe). Zwischen doppelt gelegtem Filterpapier wird nun endgültig gequetscht und das Präparat für je 15—60 min in ein Bad mit 96%igem Alkohol gebracht, dem man in der 2. Stufe $^1/_3$, in der 3. Stufe $^2/_3$ Volumteile Euparal beimischt. Am Ende dieser fixierenden Einbettungsreihe wird das Präparat sorgfältig mit abs. Alkohol äußerlich gereinigt und die Decklamelle mit Euparal (nach Originalformel von Prof. Gilson, hergestellt von Flatters und Garnett, Manchester 13) umrandet. Gegenüber der Technik, die nach dem Auswaschen in

Alkohol die Decklamelle weghebt und in einem Tropfen Euparal einbettet, hat das vorhin beschriebene Vorgehen den Vorteil, daß das Untersuchungsmaterial keine Lagenveränderungen mehr durchmacht, wenn es gequetscht ist (Präparationsgrundlagen nach Geitler 1934).

C. Ergänzungen zur Monographie des *Dendrocoelum infernale*.

I. Die neue Fundstelle.

Sie liegt im Kanton Glarus ob Linthal, ungefähr 30 m unterhalb der Klausenpaßstraße, 1 km bevor diese die Grenze gegen den Kanton Uri erreicht (Topographischer Atlas der Schweiz, Blatt „Pragel" 1:50000, Überdruck 1926, Koordinaten 715500/196300). Die Stelle wird mit dem Lokalnamen „Brünläui" bezeichnet, die Höhe über Meer beträgt 1270 m. In westnordwestlicher Richtung (14,5 km Horizontaldistanz) befindet sich der Eingang zu den Muotathal-Höllochgrotten, aus denen die erstmals beschriebenen Exemplare stammten (Steinmann 1907). Nach einem Bericht der Société Suisse de Spéléologie, die in letzter Zeit (März 1950) neue, kilometerlange Grottengänge erforschte, könnten unterirdische Verbindungen zwischen den beiden Fundstellen möglich sein. Ein Zusammenhang der Steinmannschen Population und der zur Sprache stehenden ist somit nicht unbedingt von der Hand zu weisen.

In der Klausenfundstelle, einem kleinen Quellenbächlein, halten sich die Tiere 10—50 cm unter der Geländeoberfläche an der Unterseite von Steinen auf, die mit ihren Ritzen und Vertiefungen kleine, dem Tageslicht unzugängliche, von ruhig fließendem Wasser bespülte Zwischenräume bilden. Die „reißende" Mitte des Bächleins wird gemieden. Bis 30 m unterhalb des Quellenaustrittes sind die Steine bevölkert, ob durch aktives Auswandern oder nur durch Verschwemmung aus den unterirdischen Wassergängen, kann nicht entschieden werden. Ansammlungen in Wassergefäßen, die mittels einer 1—2 m in den Berg eingelassenen Röhre gespeist werden, deuten eher auf die letztere Möglichkeit, da die Würmer wohl die starke Röhrenströmung von sich aus gemieden hätten.

Die von Schmassmann (1920) erwähnten, rotbraunen, unbestielten Kokons, welche 6—10 Embryonen enthalten sollen, wurden nie gefunden.

II. Äußere Morphologie[1].

Das mir in relativ großer Anzahl zur Verfügung stehende Untersuchungsmaterial gestattet die Angaben der Literatur (zum Teil als vorläufig bezeichnet, siehe Darmformel bei Steinmann 1913 und Tabelle 1) zu ergänzen. Neben wenigen Berichtigungen (Körpermaße, Stirnlappenform und Darmdivertikelschema) sind die früheren Resultate bestätigt worden. An Stelle einer einläßlichen Beschreibung ist versucht worden, die typische Gestaltung von *D. infernale* in Abb. 1 mit einer zugehörigen Tabelle 1 festzuhalten.

Die Form des Kopfes ist namentlich während des Kriechens sehr verschieden. Die häufigsten dieser Bewegungsformen zeigt Abb. 2. Die Farbe des Darminhaltes frisch gefangener Tiere wechselt vom tiefen Schwarz bis zum hellen Gelbbraun.

III. Innere Morphologie.

Entsprechend dem vorigen Kapitel ist die innere Anatomie von *D. infernale* in der Abb. 3, verbunden mit der Tabelle 2, zusammengefaßt. Die Durchsicht der Schnittserien ergab eine Bestätigung früherer Ergebnisse. *Die Augenlosigkeit ist beim Infernale neben den verschiedenen Aufenthaltsorten (dem mehr oder weniger alpinen Biotop) das einzige makroskopische Unterscheidungsmerkmal zum D. lacteum.* Eine rudimentäre oder nichtpigmentierte Augenanlage konnte nicht nachgewiesen werden; *Infernale* ist in der Tat „ohne Augen".

[1] Nomenklatur und frühere Resultate in den morphologischen Kapiteln, wo nicht besonders erwähnt, nach Steinmann 1913.

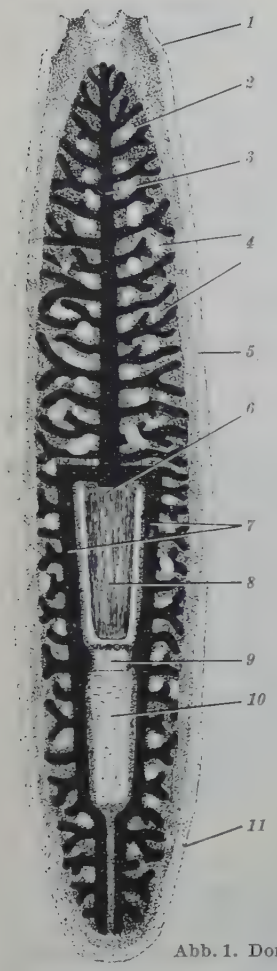


Tabelle 1. *Äußere Morphologie eines Dendrocoelum infernale.*
Die Körperregionen sind in Bruchteilen der Länge angegeben.

Vorderhälfte.

1 $^1/_{10}$ Kopf: Ende abgestutzt, mit 2 beweglichen Seitenlappen, dazwischen halbmondförmiger, medianer Stirnwulst (vgl. Abb. 2). Ende der Kopfdarmdivertikel.

2 Ovarien: Paarig, in günstigen Fällen durchschimmernd, zwischen 3.—5. Divertikel, immer durch einen solchen von der nachfolgenden Hodenregion getrennt.

3 Kopfdarm: Unpaar, durchschimmernd, hier mit 2mal 15 Divertikel (vgl. Mittelposition Darmformel unten) und prall mit schwarzem Nahrungsmaterial gefüllt.

4 Hoden: Vielzahlig, durchschimmernd, vom 4.—6. Kopfdarmdivertikel bis zu den letzten Schwanzdarmdivertikeln unregelmäßig im Körper verteilt, mehrheitlich in der Dorsalhälfte gelagert, im 3. Körpersechstel angehäuft.

5 Körpersaum: Längs der Seitenränder und am Hinterrand.

6 Darmmund: Übergang vom Kopfdarm in den Pharynx nach Abzweigung der Schwanzdärme.

Hinterhälfte.

7 Schwanzdärme (Hintere Darmschenkel): Paarig, links 17, rechts 18 Divertikel (1. und 3. Zahl der Darmformel).

8 $^1/_6$ Pharynx (Rüssel): In Pharynxtasche (Rüsseltasche).

$^1/_6$ Kopulationsorgane:

9 Drüsensack, nur zum Teil durchschimmernd.

10 Penisbulbus, Penis, muskulöses Drüsenorgan und Atrium communis, einen durchschimmernden Komplex bildend.

11 $^1/_6$ Schwanzteil: Ende der hinteren Darmschenkel.

Körpermaße.

Länge: Bis 20 mm (selten), 12—18 mm häufig.
Breite: Nicht ganz $^1/_4$ der Länge.

Darmdivertikelschema (Darmformel).

Nach Steinmann 1913, 3 Expl.	15—18,	2×	(12—15), 15—18.
Nach de Beauchamp 1932	20—22,	2×	(13—14), 20—22.
Eigene Auszählung, 20 Expl.	14—21,	2×	(12—16), 13—18.
Gesamte Variationsbreite:	14—22,	2×	(12—16), 13—22.

Abb. 1. Dorsalansicht eines ruhig kriechenden, 20 mm langen *Dendrocoelum infernale.*

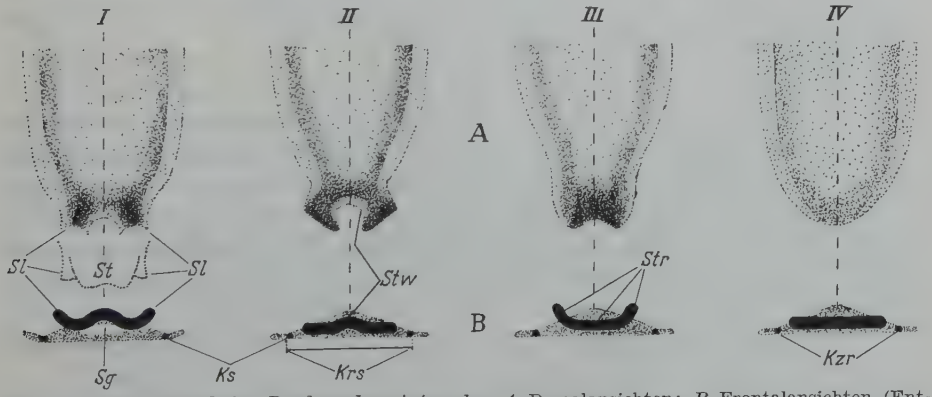


Abb. 2. Kopfformen beim *Dendrocoelum infernale.* *A* Dorsalansichten; *B* Frontalansichten (Entsprechend *A*, Stirnrand als schwarzes Band). *I* Bei ruhigem Kriechen; *II* beim Abtasten der Unterlage; *III* bei spannender Bewegung (Ruckartiges Vorschnellen zum Beutefang); *IV* in Ruhe. *St* Kopfform nach Steinmann; *Sl* Seitenlappen; *Stw* Stirnwulst; *Str* Stirnrand = *Sl* + *Stw*; *Ks* Körpersaum (bei *I* von der Unterlage abgehoben!); *Kzr* Klebzellenring; *Sg* Sauggrube (nur bei *I* mit abgehobenem Stirnrand sichtbar!); *Krs* Breite der Kriechsohle.

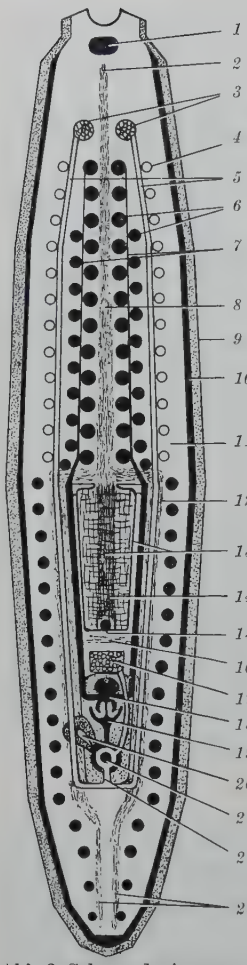


Abb. 3. Schema der inneren Morphologie eines *Dendrocoelum infernale*. Nerven-, Exkretions- und Hautmuskelsystem nicht berücksichtigt.

Tabelle 2. *Innere Morphologie eines Dendrocoelum infernale.* (Nach STEINMANN und eigenen Schnittserien.)

Organe und Organsysteme	Körperregionen
1 Sauggrube[1]	Kopf
2 Kopfdarmende	
3 Ovarien, *4* Vitellarien[2], *5* Ovidukte } ♀ Geschlechtsorgane	Vorderteil
6 Hoden, *7* Vasa deferentia[3] } ♂ Geschlechtsorgane	
8 Kopfdarm (Divertikel nicht gezeichnet)	
9 Körpersaum	
10 Klebzellenring mit Verbreiterung in der Schwanzregion	
11 Kriechsohle	
12 Schwanzdarm, ventral davon Ovidukt	Hinterteil
13 Pharynxtasche mit Pharynx und dessen Lumen	Schlundregion
14 Pharynx-Ring- und Längsmuskulatur	
15 Mundöffnung[1]	
16 Postpharyngeale Darmanastomose	Kopulationsorgane und Geschlechtsorganmündungen
17 Drüsenorgan mit Gang zum Atrium comm.	
18 Einmündung Vasa def. in Ves. seminalis	
19 Penis mit Flagellum und Atrium mascul.	
20 Muskulöses Drüsenorgan	
21 Atrium communis mit Genitalöffnung[1]	
22 Atrium femin. als unpaarer Oviduktgang	
23 Schwanzdarmenden	Schwanz

[1] An der Ventralseite äußerlich erkennbar.

[2] Nur in der vorderen Oviduktthälfte angegeben.

[3] Präpharyngeal schwer festzustellen. Bilateral des Pharynx zu den falschen Samenblasen erweitert.

Das Schema kann in vollem Umfange auch für *Dendrocoelum lacteum* gelten!

Erwähnenswert aus der Tabelle 2 scheint die einmal beobachtete postpharyngeale Darmanastomose vor dem Drüsenorgan zu sein. Für die systematische Unterscheidung muß wahrscheinlich doch die Möglichkeit von Verbindungen zwischen den hintern Darmschenkeln kaudalwärts der Rüsseltasche offengelassen werden, um so mehr, als auch DE BEAUCHAMP (1932, S. 242) sagt: «Il n'y a entre les troncs caudaux qu'une petite anastomose, à peu près terminale, dont il (STEINMANN) contestait l'existence».

Histologische Unterschiede zum *D. lacteum* werden später (S. 199) behandelt.

IV. Beobachtungen über Beutefang und Freßakt.

Wenn man alle obengenannten Tricladenarten (*D. lacteum* und *D. infernale*, *Pl. alpina*, *Pl. lugubris* und *Pl. gonocephala*) in kleiner Wassermenge zusammen-

bringt, so kriechen sie in den verschiedensten Kombinationen übereinander hinweg. Als einziger Kontakt wird derjenige „*infernale zu alpina*“ von *Pl. alpina* immer vermieden, indem sie mit jeder Körperstelle schon bei flüchtigstem Berühren irgendeines Teiles des *D. infernale* eine ausgesprochene, ausweichende Schreckreaktion zeigen. Diese scheint optimal beim Zusammentreffen der Kopfpartien. Die Rückzugsbewegung im Vorderteil der *Pl. alpina* erfolgt äußerst rasch. Der zurückgeschnellte Kopf verharrt sodann 1—2 sec in „Sicherheitsdistanz“, worauf das Tier, oft seine ursprüngliche Richtung wechselnd, weiterkriecht.

Dieses Verhalten erscheint zweckmäßig, weil *D. infernale* gerade nur die *Pl. alpina* als Nahrung wählt. Dreiwöchige Hungertiere „jagen“, die Kopfpartie im

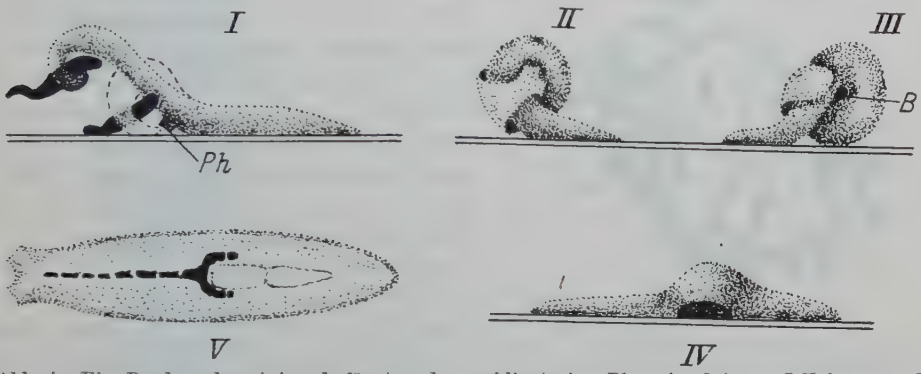


Abb. 4. Ein *Dendrocoelum infernale* fängt und verschlingt eine *Planaria alpina*. *I* Erfassen und Transport der Beute zur Mundöffnung; *II* ein Freßraum durch „Kopfspirale“ gebildet, Schwanzpartie als Haftstelle funktionierend; *III* ein Freßraum durch „Schwanzspirale“ gebildet, Kopfpartie als Haftstelle funktionierend; *IV* Einschluß einer kleinen Beute mittelst einer Kalotte der Körpermitte; *V* 10—20 min nach *I*, zerkleinerte Beute in den Hauptdärmen erscheinend, Tier kriecht weiter; *Ph* in Ausstülpung begriffener Pharynx; *B* Beute noch sichtbar.

Kriechen leicht erhoben, bis ihnen eine Beute in die Quere kommt. Plötzlich faßt der Vorderteil mit einer spannenden Bewegung (vgl. Abb. 2*III*), offenbar unter Mithilfe der Sauggrube, das Opfer und befördert es zur Mundöffnung. Dort übernimmt vorläufig die mittlere Sohlenpartie das Festhalten (Abb. 4*I*). Je nach der Lage der um Befreiung ringenden Beute wird diese mittelst einer „Kopfspirale“ (Abb. 4 *II*), oder mittelst einer „Schwanzspirale“ (Abb. 4*III*), wenn es seine Größe erlaubt, in einer Kalotte (Abb. 4 *IV*), im Sohlenraum eingeschlossen. In den beiden ersten Fällen überwachen die zur Anheftung an der Unterlage nicht benötigten Teile (Kopf- bzw. Schwanzpartie) das Verbleiben der Beute im „Freßraum“. Entweichende Körperteile der *Pl. alpina* werden abgetastet und „schrekken“ zurück. Der zeitliche Ablauf erstreckt sich bis jetzt über wenige Sekunden. Nach 10—20 min ist der Freßakt beendet (Abb. 4 *V*). Manchmal entwischt das Opfer, worauf der „Jäger“ die nächste Umgebung wahllos absucht. Die Schreckreaktion wird auch von einem zu Brei verriebenen Häufchen aus Infernale-Körpermaterial ausgelöst. Offenbar reizt ein chemischer Stoff die Rezeptoren der *Pl. alpina*.

Die beim Sammeln beobachteten Darmfärbungen, welche oft mit dem Algenbesatz der Unterlage übereinstimmen, lassen außerdem auf eine omnivore Ernährungsweise schließen. Bei den Fütterungsversuchen wird Fleischnahrung bevorzugt.

D. Nachweis und Auswirkungen der Polyploidie.

I. Die Chromosomenverhältnisse.

1. Die Chromosomengarnitur von D. infernale.

a) Die Mitose.

Im Regenerationsblastem sind 40—60 Std nach Schnittführung (Abtrennung der Kopfpartie oder eines Teiles der Schwanzpartie) somatische Mitosen vorhanden. Ihr achromatischer Apparat und ihre Mechanik wurde nicht, das chromatische Material nur bezüglich der äußeren Morphologie in der Metaphase untersucht.

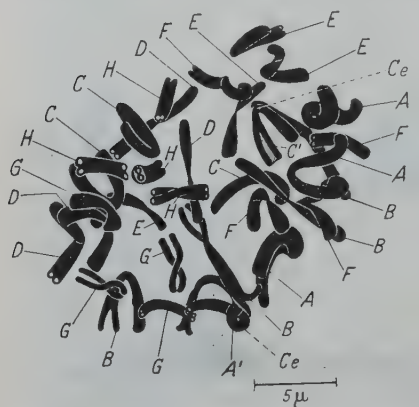


Abb. 5. Somatische Mitose in einem 48stündigen Regenerationsblastem eines *Dendrocoelum infernale* (Vorderteil), späte Metaphase. *A—H* die 32 Chromosomen, zum Teil in Tochterpaare gespalten; *Ce* mediane Centromere in *A'* und *C'* (vgl. Abb. 6 und Text S. 188); Kernmembran aufgelöst! Vergrößerung 2000mal; OES-Quetschpräparat, gezeichnet mit Okkularraster von 7,5 u-Quadratseite.

Die diploide Chromosomengarnitur des *D. infernale* weist 32 Chromosomen auf (Abb. 5), die sich nur durch ihre verschiedenen Längen unterscheiden, im übrigen die V-Form mit gleich langen Schenkeln (Armen), also medianem Centromer, innehalten. Submediane oder gar subterminale Insertionen, achromatische Unterbrechungen der Arme und Trabanten (SAT-Chromosomen) wurden nie gefunden.

An Hand der Längenunterschiede läßt sich die Garnitur in 3 Gruppen (I = acht „große", II = sechzehn „mittlere" und III = acht „kleine" Chromosomen) unterteilen (Abb. 6). Innerhalb der Gruppen bestehen mehr oder weniger gleitende Längsgefälle, von Gruppe zu Gruppe sprunghafte Stufen, deren Interpretierung in das Gebiet der Chromosomenevolution nach Zahl und Form führt (vgl. spätere Abschnitte). Die gruppeneigenen Differenzierungen können sowohl primäre individuelle Unterschiede, als auch sekundäre Folgen der Präparation (geringfügige Verschiedenheiten in der Wirkung der Fixierungs- und Konservierungsmedien) und schließlich, im Zusammenhang damit, kleine perspektivische Täuschungen darstellen. Vier Achtergruppen würden entstehen, falls auch die Gruppe II unterteilt werden könnte, was vorläufig noch nicht möglich ist.

Die hervorragende Eignung des Materials für zytologisches Arbeiten kommt durch die Anfärbbarkeit der Spindelfaseransatzstelle in den Chromosomen *A'* und *C'* der Abb. 5 (vgl. auch Abb. 6) als schwarzes Körnchen (wie GEITLER 1934 Abb. 162b — nach BELAR — S. 214) zur Geltung. Die Zusammenfassung der mitotischen Metaphasekonfigurationen in der Tabelle 3 enthält noch Angaben über die Verhältnisse Länge : Breite, sowie die Winkelstellung der Arme (Schenkel) in den 3 unterscheidbaren Gruppen. Die Zahlen wurden aus der besonders klaren Platte der Abb. 5 gewonnen.

b) Die Meiose.

Alle nachfolgend geschilderten Untersuchungen beziehen sich auf Hodenkernteilungen, welche während des ganzen Jahres ablaufen. Die Häufigkeit des Auf-

Tabelle 3. *Idiogramm eines Dendrocoelum infernale in mitotischer Metaphase.*

Schema	Chromosomen			Chromosomen-Gruppen
	Nr.	Signatur	Länge μ	
	1	A_1	10,5	
	2	A_2	9,6	
	3	A_3	9,1	I. Gruppe der „Großen". Armwinkel: Meistens spitz. (Große Masse krümmt die Insertionsstelle stark.) Durchschnitt Länge/Breite: 10:1
	4	A_4	8,9	
	5	B_1	8,7	
	6	B_2	8,4	
	7	B_3	8,4	
	8	B_4	8,4	
St	9	C_1	7,0	
	10	C_2	7,0	
	11	C_3	7,0	
	12	C_4	7,0	
	13	D_1	6,3	
	14	D_2	6,3	
	15	D_3	6,3	
	16	D_4	6,3	II. Gruppe der „Mittleren". Armwinkel: Spitz bis stumpf. Durchschnitt Länge/Breite: 7:1.
	17	E_1	5,9	
	18	E_2	5,6	
	19	E_3	5,6	
	20	E_4	5,4	
	21	F_1	5,4	
	22	F_2	5,2	
	23	F_3	5,2	
	24	F_4	5,2	
St	25	G_1	4,0	
	26	G_2	3,8	
	27	G_3	3,8	III. Gruppe der „Kleinen". Armwinkel: Stumpf. (Kleine Masse krümmt die Insertionsstelle wenig.) Durchschnitt Länge/Breite: 4:1.
	28	G_4	3,5	
	29	H_1	3,5	
	30	H_2	3,5	
	31	H_3	2,9	
	32	H_4	2,9	

Abb. 6. Äußere Morphologie der diploiden Chromosomengarnitur eines *Dendrocoelum infernale*, schematisch nach Abb. 5. *St* Längengefälle und Gruppenstufen; bei A_1 unpaare, bei C_3 paarige Spindelfaseransatzstelle sichtbar.

tretens der verschiedenen Stadien in den Präparaten läßt auf eine „langdauernde" Prophase mit ruhendem Pachynemabukett, eine kurze Metaphase, eine sehr kurze Anaphase und eine kurze Telophase schließen.

Das Leptotän-Zygotänstadium. Die Chromosomen erscheinen als relativ lange, gespaltene, dünne Fäden, deren Enden in einem Polfeld liegen oder nach diesem orientiert sind. An Stelle von reinen Leptotän- und Zygotänbuketten fanden sich, allerdings sehr selten, Mischungen beider Stadien vor. Am besten ließen sich

einzelne Leptonemata und Zygonemata in den häufigen Amphitänstadien (Abb. 7) verfolgen, wo z. B. 16 Univalente und 4 Bivalente (Pachynemata) identifiziert wurden. Das restliche Chromosomenmaterial bildet vermutlich 4 Univalente und 2 Bivalente. Die Formen der 3 ersten, ineinandergreifenden meiotischen Prophasestadien sind in folgender Reihe deutlich verfolgbar:

L_3 Einzelnes Leptonema der Gruppe III.
L_1, L_2 Homologe Leptonemata der Gruppe I, eventuell II, in Paarungsannäherung.
Z_1 Junges Zygonema der Gruppe II.
Z_5 Älteres Zygonema der Gruppe I.
Z_6 Übergang zum Pachynema, späteres Bivalent der Gruppe II.
P_1 Pachynema der Gruppe II.

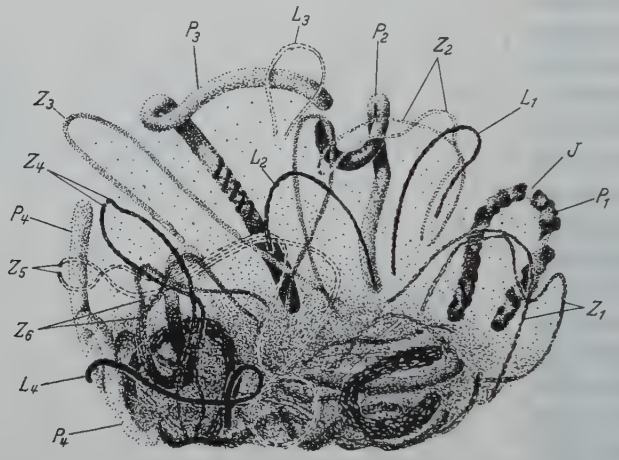


Abb. 7. Amphitänbukett aus Hoden eines *Dendrocoelum infernale*. L_{1-4} Leptonemata; Z_{1-6} Zygonemata; P_{1-4} Pachynemata (P_1 mit achromatischer Unterbrechung in einem Arm und an der Insertion J; Chromonemata-Spiralen in P_3 vgl. Abb. 15c und d, sowie Text S. 193; L_1, Z_1 und P_1 sind präparatecht, übriges leicht schematisierend wiedergegeben. Vergrößerung 2800mal, Technik wie Abb. 5.

Das Fehlen der Matrix bis zum Ende des Zygotän bedingt den Volumunterschied zwischen dem Formzustand zweier homologer Leptonemata und jenem des Pachynema (vgl. Abb. 7 z. B. $L_1 + L_2$ ergibt noch nicht das Volumen von P_2!).

Das Pachytänstadium. Mit der Vollendung der Leptonematapaarung haben sich 16 Pachytäntetraden unter Beibehaltung der polaren Anordnung ihrer Enden gebildet. Die dadurch entstandene Massierung im Polfeld verunmöglicht Einzelbetrachtungen. In gequetschten Buketten (Abb. 8) konnten die 16 Bivalenten durch Messung den oben definierten Gruppen zugeteilt werden (vgl. Tabelle 5 und Abb. 2).

Durch die körnige Oberfläche der Pachynemata schimmern 2, in günstigen Fällen (Abb. 8 *Chr*) 4 Reihen Chromomeren. Neben der medianen Centromereinschnürung bestehen gelegentlich noch Einschnürungen in den Schenkeln, die allerdings nicht ganz durchgehen. Die an wenigen Stellen beobachteten Windungen der Chromonemataspiralen kommen weiter unten (Chromosomenfeinbau) zur Besprechung.

Das Diplotänstadium. Nach der Sicherstellung der „tetradischen" Ordnung im Pachytän, wird die Bukettform aufgegeben. Die Pachytäntetraden öffnen sich. Die 4-Strangkonstitution wird in den Diplonemata erstmals sichtbar durch die Chiasmatabildung (Abb. 9). Das Matrixmaterial ist verschwunden. Verein-

zelte Centromere sind als schwarze Körnchen ausgefärbt. Die Chromosomen erreichen ihre optimale Länge. Die Chiasmata und ihre Terminalisierung bestimmen bis zur Anaphase die Erscheinungsform der Chromosomen und bilden ein wichtiges Charakteristikum im Vergleich mit *D. lacteum* (vgl. Abb. 25).

Das Diakinesestadium. Dieser letzte Abschnitt der meiotischen Prophase kann durch folgende Vorgänge charakterisiert werden: Optimale Verkürzung der Chromosomen — Wiedereinbau des Matrixmaterials neben das Chromatin — Annehmen einer „glatten" Oberfläche und zylindrischen Form, in der die Doppelstruktur

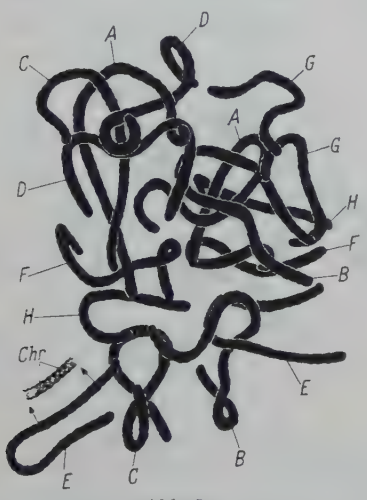


Abb. 8.

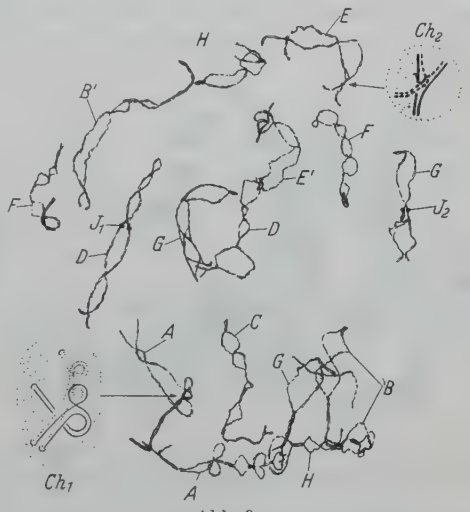


Abb. 9.

Abb. 8. Pachytänbukett einer Hodenzelle von *Dendrocoelum infernale*, durch die Präparation gequetscht. *A—H* die 16 Pachytäntetraden, deren Enden noch mehrheitlich gegen das in der Mitte der Abbildung zu suchende Polfeld der natürlichen Anordnung orientiert sind; *Chr* durchschimmernde Chromomeren (vgl. Text S. 190). Vergrößerung 2000mal, Technik wie Abb. 5.

Abb. 9. Diplotäntetraden eines *Dendrocoelum infernale*. *A—H* Die 16 Bivalenten; Ch_1, Ch_2 Verlauf der Chromonemata in einem Chiasma; J_1, J_2 angefärbte Insertionen (paarig); *B'* und *E'* vgl. Text S. 195. Vergrößerung 2000mal, Technik wie Abb. 5.

weitgehend nur noch an den Enden erkennbar ist — Reduktion der Chiasmata durch Terminalisierung — Einlagerung in die Kernwandung (vgl. Abb. 10).

Eine Anfärbung des Centromers wurde nie beobachtet.

Das Metaphasestadium. Nachdem die Chromosomen, abgesehen von ihrer Länge, während des Diplotän und der Diakinese vielfältige, chiasma-mechanisch bedingte Formen aufweisen, uniformieren sie sich jetzt zu 4 Vierergruppen und ordnen sich in die Äquatorialplatte ein. Die Uniformierung ergibt 4 verschiedene Metaphasekonfigurationen zu je 4 annähernd kongruenten Formen, nämlich (Abb. 11):

Die A- und B-Chromosomen (Gruppe I, Abb. 6) „große" Ringtetraden.
Die C- und D-Chromosomen (Gruppe II, Abb. 6) „große" V-Tetraden.
Die E- und F-Chromosomen (Gruppe II, Abb. 6) „kleine" Ringtetraden.
Die G- und H-Chromosomen (Gruppe III, Abb. 6) „kleine" V-Tetraden.

Die auf S. 188 bezüglich der mittleren Chromosomengruppe vielleicht etwas gesucht erscheinende Unterteilung findet in den Metaphasebildern speziell, die

gesamte Gruppierung allgemein ihre Begründung. Weil die Gruppen-Längenverhältnisse in den V-Tetraden direkt, in den Ringtetraden mittelst Halbierung durch die terminalisierenden Chiasmata abgelesen werden können, sind die großen „Ringe" A- und B-, die großen „V" C- und D-, die kleinen „Ringe" E- und F-, die kleinen „V" G- und H-Chromosomenpaare (Abb. 11 und 25, Tabelle 5).

Das Anaphasestadium. Während die V-Tetraden ziemlich einheitlich mit der Terminalisierung vorangehen, sind in den frühen Anaphasestadien (Abb. 12) die kleinen Ringtetraden eben bei der Auflösung der Chiasmata angelangt, wogegen bei den großen Ringtetraden die Chiasmata noch durchgehend bestehen. Diese beeinflussen wesentlich das „Zerrungsbild", indem der „Chiasmaschenkel"

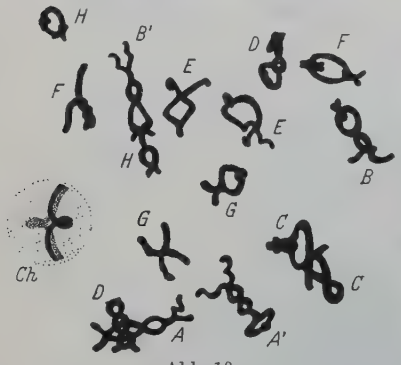


Abb. 10.

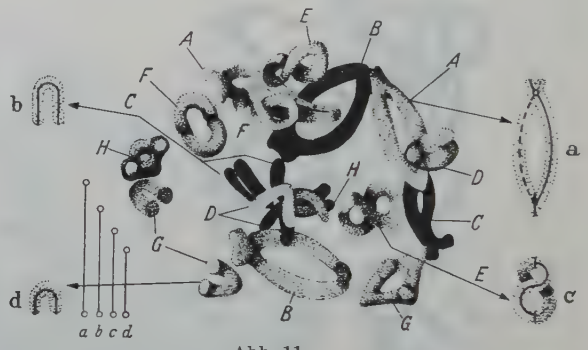


Abb. 11.

Abb. 10. Älteres Diakinesestadium aus einer Hodenzelle von *Dendrocoelum infernale*. *Ch* Chromonemataverlauf im linken terminalisierenden Chiasma von *F* rechts oben; *A'* und *B'* vgl. Text S. 195. Vergrößerung 2000mal, Technik wie Abb. 5.

Abb. 11. Metaphase-I-Stadium eines *Dendrocoelum infernale*. Die meisten V-Tetraden geteilt oder in Teilung. Die Ringtetraden noch intakt (Chiasmata noch nicht vollständig terminalisiert!). *a, b, c, d* Fadenmasse der Chromosomengruppen (schematisch). Vergrößerung 2400mal, Technik wie Abb. 5.

eines Tochterchromosoms (Abb. 12 *Ch-S* von *A'*) sichtlich Mühe hat der Zugfaser zu folgen und dünn ausgezogen wird. Daneben erscheint der teilungsbereite, offenbar chiasmalose Schenkel (Abb. 12 *T-S* von *A'*) in „Normalproportion" (Insertion median!).

Das Telophasestadium. Infolge der stark zentralisierten Anordnung der Spindelfaseransatzstellen liegen die Tochterchromosomen mit ihren Schenkeln dicht aneinander und können in Diasterfiguren nicht mehr einzeln ermittelt werden. Die Tochtergarnituren sind in 2 Hohlkuppeln vereinigt.

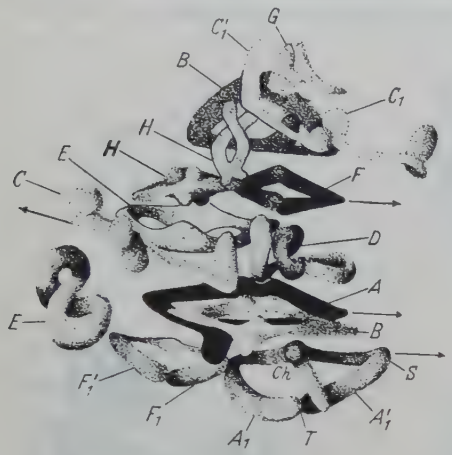
Die II. Reifungsteilung. Die Abb. 13 und 14 zeigen die Erscheinungsformen der Chromosomen in der Reifungsteilung II. Die Veränderungen in der Länge der verschiedenen Chromosomengruppen im Ablauf der Kernteilungen sind in Abb. 24 graphisch dargestellt.

Die größere Simultaneität im Auseinanderweichen der Tochterchromosomen in der Reifungsteilung II, sowie in der somatischen Mitose gegenüber der Metaphase I (Meiose), wird wohl durch die einheitlich vorhandene, leicht teilbare Grundform des „V"-Chromosoms gewährleistet.

c) Chromosomenfeinbau.

In einem Zygotänbukett war ein Tetradenende (Abb. 15a und b) besonders deutlich differenziert gefärbt. An der 1. Kreuzungsstelle (Abb. 15b K_1) erscheinen

4 dunkle Punkte, die doppelt so groß sind wie die Chromomeren nach der 2. Kreuzungsstelle. Im Rahmen dieser Untersuchung können solche Unterschiede nicht gedeutet werden. Im Gegensatz zu den bereits erwähnten Stellen in den Pachynemata der Abb. 7 (für P_3 angegeben), wo der Schraubenbau (Abb. 15c und d) erkennbar wurde (je 2 ineinandergewundene Chromonemata bilden an der Ober-



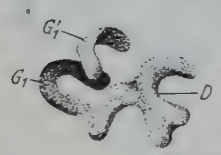


Abb. 12.

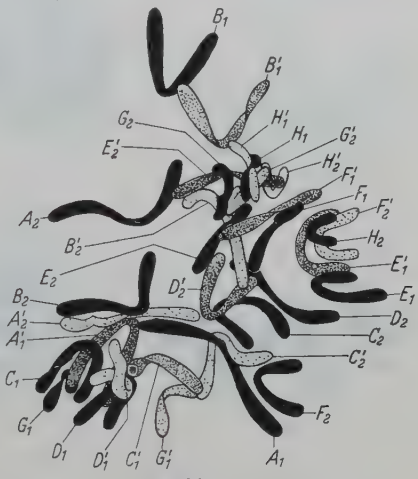


Abb. 14.

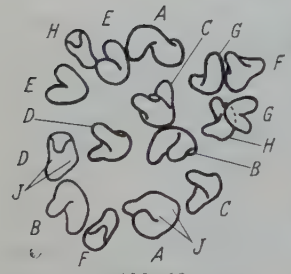


Abb. 13.

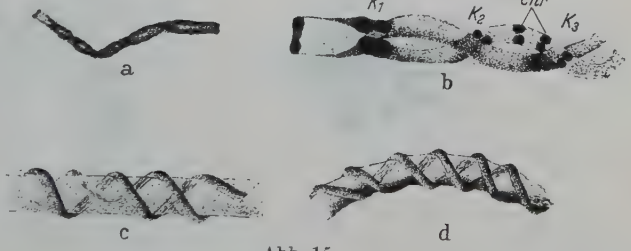


Abb. 15.

Abb. 12. Anaphasestadium eines *Dendrocoelum infernale*. Von jeder Chromosomengruppe ein Paar Tochterchromosomen angegeben (A_1—A'_1, C_1—C'_1, F_1—F'_1. G_1—G'_1). *Ch* noch nicht terminalisiertes Chiasma von A_1; *S* Spindelfaseransatzstelle; *T* terminalisiertes Chiasma (teilungsbereites Ende der Tetrade A_1); → Zugrichtungen der Spindel. Vergrößerung 3000mal, Technik wie Abb. 5.

Abb. 13. II. Reifungsteilung in einer Hodenzelle bei *Dendrocoelum infernale* (Metaphase II). Alle Tetraden V-förmig. *J* die meistens verdickten Insertionen. Vergrößerung 2000mal, Technik wie Abb. 5.

Abb. 14. Anaphase einer II. Reifungsteilung in einer Hodenzelle von *Dendrocoelum infernale*. A_1 (schwarz). A'_1 (punktiert) usw. Tochterchromosomenpaare. Vergrößerung 2000mal, Technik wie Abb. 5.

Abb. 15a—d. Chromosomenfeinbau des *Dendrocoelum infernale*. a Zygotäntetrade; b deren linkes Ende. c, d Schraubenstrukturen aus P_3 (Abb. 7) bzw. aus Abb. 8; K_{1-3} Kreuzungsstellen homologer Leptonemata; *Chr* Chromomeren. Technik wie Abb. 5.

fläche eines homogen erscheinenden Stabes — der Matrix? — 2 Schraubengänge), zeigte er sich in der Tetrade der Abb. 15a und b nicht.

2. Die Chromosomengarnitur von D. lacteum.

In Übereinstimmung mit Mattiesen 1904, Schleip 1907 und Arnold 1909, fanden wir in der haploiden Garnitur (es handelt sich wiederum durchwegs um

Hodenzellen) immer 8 Chromosomen. Einzig GELEI 1913 hat für ungarisches Material von *D. lacteum* $2n = 14$, $n = 7$ angegeben. Ein Vergleich mit den Teilungsstadien des *D. infernale* zeigt, daß diese Art doppelt so viele Chromosomen hat wie *D. lacteum*. Dabei ergibt sich eine weitgehende Übereinstimmung der

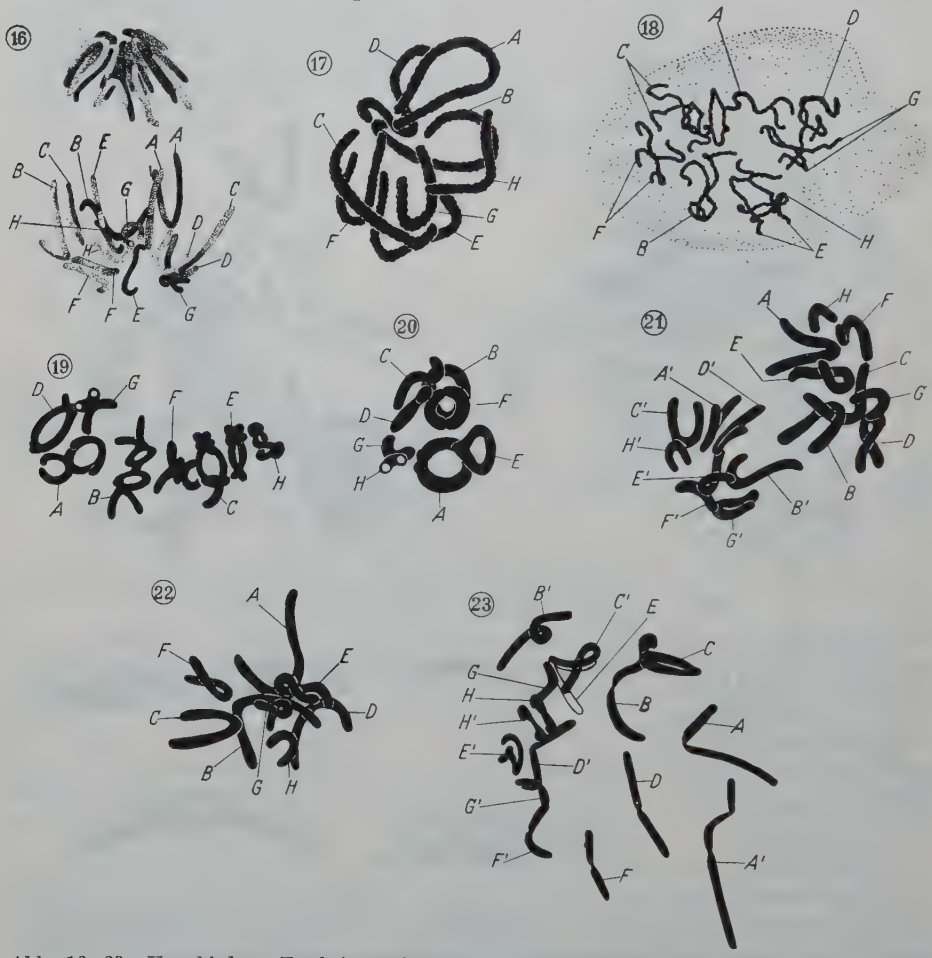


Abb. 16–23. Verschiedene Erscheinungsformen der Chromosomen von *Dendrocoelum lacteum*. Vergrößerung und Technik überall wie Abb. 5.

Abb. 16. Somatische Mitose in einem 48stündigen Regenerationsblastem (Vorderteil), Telophasestadium. Pro Tochtergarnitur 16 Univalente. — Abb. 17. Pachytänbukett mit 8 Bivalenten. — Abb. 18. Diplotäntetraden (8 Bivalente). Älteres Stadium als die entsprechende Abb. 9 bei *Dendrocoelum infernale*. — Abb. 19. Diakinesestadium. — Abb. 20. Metaphase-I-Stadium. — Abb. 21. Telophasestadium der Reifungsteilung I. *A*—*A'* usw. Tochterchromosomenpaare. — Abb. 22. Metaphasestadium der II. Reifungsteilung. — Abb. 23. Anaphasestadium der II. Reifungsteilung. *A*—*A'* usw. Tochterchromosomenpaare.

Chromosomenmorphologie beider Spezies, so daß nachfolgend entsprechende Bezeichnungen für die Garnitur des *D. lacteum* gewählt wurden, nämlich im haploiden Satz:

2 „Große", A- und B-Chromosomen = Gruppe I
4 „Mittlere", { C- und D-Chromosomen = Gruppe II
{ E- und F-Chromosomen = Gruppe III
2 „Kleine", G- und H-Chromosomen = Gruppe IV.

Nach diesen Tatsachen und Deutungen erübrigt sich eine eingehende Beschreibung der Teilungsstadien der Lacteum-Chromosomen und ihrer verschiedenen Erscheinungsformen, da sie sich durchaus „infernale-mäßig" verhalten. Die Abb. 16—23 zeigen verschiedene Mitose- und Meiosestadien von *D. lacteum*. Einzelheiten sind den Abbildungstexten zu entnehmen.

3. Vergleich und Homologiebeziehungen der Chromosomengarnituren.

„Die Frequenz, der Grad der Terminalisation und die Lage, bzw. das Verhältnis von interkalaren und terminalen Chiasmata ermöglicht eine gewisse statistische Erfassung der artspezifischen Paarungstendenzen" — der Chromosomen — (Geitler 1934). Erwartungsgemäß müßten die in Tabelle 4 angegebenen Chiasmatafrequenzen bei *D. infernale* doppelt so groß sein wie bei *D. lacteum*. Dies würde dann „gleiche Paarungstendenzen der in einem Falle in doppelter Anzahl vorhandenen Chromosomen" bedeuten. Die Variabilität in der Zahl und Lage der Kreuzungsstellen in einem Chromosom, verbunden mit der Unmöglichkeit von den Meiosen beider Spezies dieselbe Momentaufnahme als Präparat zu erhalten erlauben nur Annäherungswerte für dieses theoretische Verhältnis. Die Übereinstimmung der Totalfrequenzen ist für die Diakinese annähernd erreicht. Dasselbe gilt in schwächerem Grade auch für das Diplotän, allerdings nur, wenn in der *Lacteum*-Garnitur (Abb. 18) die 11 aneinander deutlich genäherten Bruchstellen der freiliegenden homologen Schenkel als „Chiasmabereitschaften" gedeutet und mitgezählt werden (Tabelle 4 1* oder 2*, Abb. 25 *ChB*; vgl. auch ähnliche Stellen in *Infernale*-Abb. 9 *B'* und *E'* oder Abb. 10 *A'* und *B'*!). Die so errechnete Diplotän-Lacteumfrequenz 28 dürfte sich noch etwas erhöhen, indem in den geschlossenen 4-Strangsegmenten von *A* und *D* weitere, nicht geöffnete Chiasmata, 4—6 an der Zahl, zu vermuten sind. Gegen das Ende der Chiasmaterminalisierung, in der Metaphase I, erscheinen die Frequenzen im erwarteten Verhältnis. Ob in den V-Tetraden auch erst die Anaphase I alle Chiasmata zerstört, kann nicht beurteilt werden (*H* der Abb. 12 spräche dafür). Nach Darlington 1937 wäre je Tetradenende obligat noch ein Chiasma terminal vorhanden.

Tabelle 4. *Die Chiasmatafrequenzen der beiden Dendrocoeliden.*

Chromosomen	A	B	C	D	E	F	G	H	Total	Bemerkungen
					Dendrocoelum infernale.					
Diplotän	3/0	6/1	3/0	6/1	4/1	5/0	4/1	3/0	74/10	Abb. 9
	6/1	6/1	6/0	5/1	3/0	6/1	4/1	4/1		
	5/1	4/1	3/1	3/1	6/1	4/0	5/0	4/0	71/10	Keine Abbildung
	6/1	6/0	5/0	4/2	4/0	4/1	3/0	5/1		
Diakinese	5/1	3/1	3/0	3/1	2/0	3/1	1/0	2/0	44/5	Keine Abbildung
	4/0	4/1	3/0	2/0	2/0	2/0	3/0	2/0		
	5/1	3/0	3/1	4/1	2/0	2/0	1/0	2/0	46/5	Abb. 10
	4/0	3/0	3/0	4/1	2/0	3/0	2/0	3/0		
Metaphase I	2/1	2/1	—	—	2/2	2/2	—	—	16/12	Abb. 11
	2/1	2/1	—	—	2/2	2/2	—	—		
					Dendrocoelum lacteum.					
Diplotän	3/1	2/0	3/0	2/0	2/0	1/0	2/1	2/1	28/3	Abb. 18
		1*	2*	1*	2*	2*	2*	1*		*Vgl. Abb. 25 *ChB*
Diakinese	3/1	3/0	3/1	2/0	3/1	3/1	1/0	2/0	20/5	Abb. 19
	3/0	3/0	3/0	3/0	3/0	3/1	1/0	2/0	21/1	Keine Abbildung
Metaphase I	2/1	2/1	—	—	2/2	2/2	—	—	8/6	Abb. 20

Chiasmatazahl je Chromosom z. B. 6, davon terminalisiert 2 = 6/2.

Neben der gleichartigen Chiasmatypie verhalten sich auch die Längen der einzelnen Chromosomen beider Spezies, im Diagramm (Abb. 24) als Chromosomengruppendurchschnitte dargestellt, vom Pachytän zur Diakinese ähnlich. Das Diagramm zeigt außerdem, daß die Unterschiede dieser Stadien zu einem gemeinsamen Verhältnis (*Mg* Abb. 24) in der Metaphase I konvergieren. Dieses gemeinsame Verhältnis und die gleichartige Chiasmatypie läßt auf eine weitgehende Kongruenz der Metaphasekonfigurationen beider Formen schließen. Spätere Ergebnisse (Kernmessungen, Verhalten gegen Gifte) werden die Vermutung erhärten,

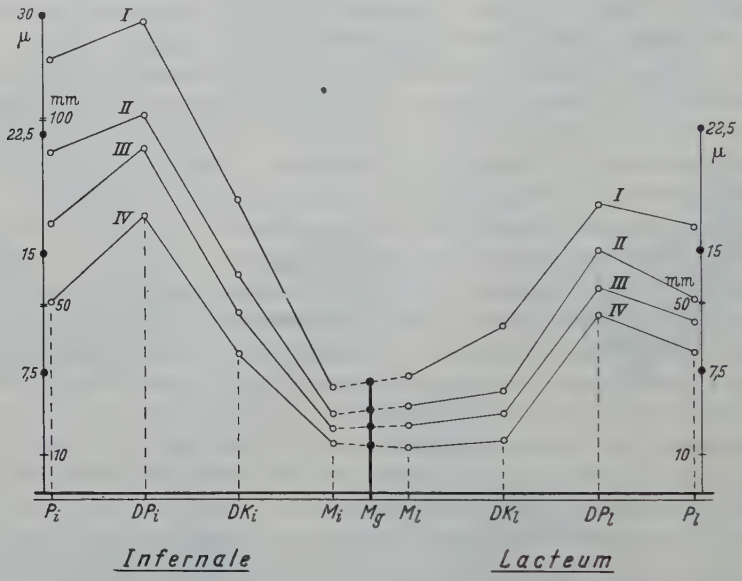


Abb. 24. Die Meiose-Längenverhältnisse der Chromosomen von *Dendrocoelum infernale* (links) und von *Dendrocoelum lacteum* (rechts) als Gruppendurchschnitte (vgl. Ergänzungen in Tabelle 5). *I—IV* Chromosomengruppen; *P* Pachytän; *DP* Diplotän; *DK* Diakinese; *M* Metaphase I (mit $_i$ für *Dendrocoelum infernale*, mit $_l$ für *Dendrocoelum lacteum*); M_g das gemeinsame, angenäherte Metaphase-I-Längenverhältnis.

daß die prophasischen Differenzen der Chromosomenlängen spezifische Wirkungen der Präparation (verschiedene Essigsäurequellungen) darstellen, die möglicherweise ein weiteres Polyploidiekriterium sind. Die „gefestigteren" übrigen Meiose- und Mitosestadien erweisen sich gegen die Essigsäure als indifferenter, wobei aller-

Tabelle 5. *Chromosomenmessungen, Gruppendurchschnitte in μ aus 6—8 Messungen.*

	Chromosomengruppen	Meiose					Mitose			
		Reifungsteilung I					Reifungsteilung II			
		P	*DP*	*DK*	M_I	A_I	M_{II}	A_{II}	*M*	*A*
Infernale	I	27,2	29,5	18,2	6,6		6,1	10,5	9,1	
	II	21,3	23,7	13,6	4,6		4,9	8,0	6,8	
	III	16,9	21,6	11,3	4,0		4,2	7,0	5,4	
	IV	12,0	17,3	8,7	3,0		3,0	4,4	3,5	
Lacteum	I	16,4	17,8	10,3	7,3	8,4		10,3		7,6
	II	12,0	15,0	6,3	5,4	6,4		6,3		5,0
	III	10,6	12,7	4,9	4,2	5,6		4,9		4,1
	IV	8,7	11,0	3,3	2,8	2,9		2,8		3,0

dings die eigentliche Ursache dieses Verhaltens auch im Reaktionsbereich von Kernplasma oder Kernmembran liegen könnte. Die in Tabelle 5 zusammengestellten Chromosomenmessungen wurden gemäß der in Abb. 11 gezeigten Technik des Fadenmaßes durchgeführt.

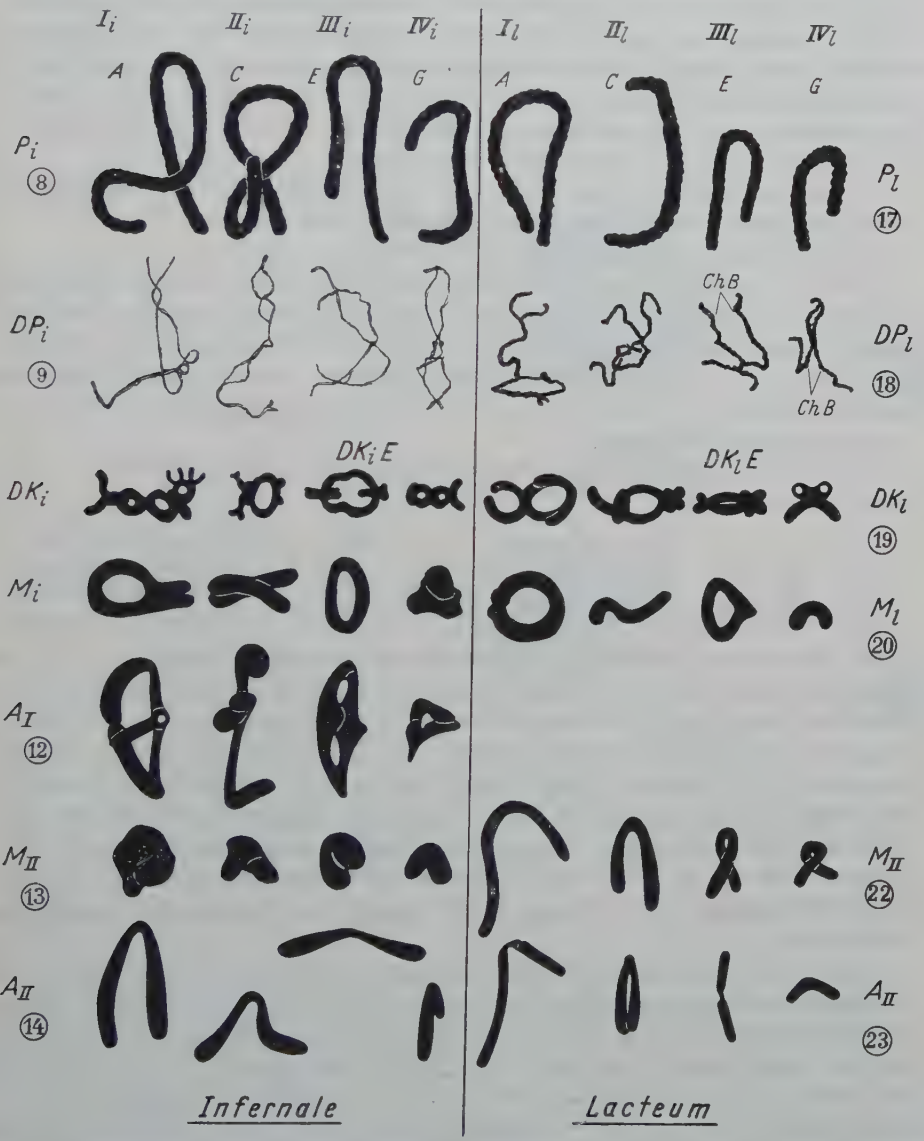


Abb. 25. Vergleich der Meiose-Konfigurationen der beiden *Dendrocoeliden*. Die senkrechten Kolonnen zeigen den Formwechsel je eines Chromosoms aus den 4 aufgestellten Gruppen, links für *Dendrocoelum infernale* (I_i—IV_i), rechts für *Dendrocoelum lacteum* (I_l—IV_l). Die postulierten extragenomialen Homologiebeziehungen ergeben sich aus dem Vergleich entsprechender Elemente beider Spezies (z. B. *Infernale*-Chromosom E in Diakinese = DK_iE mit *Lacteum*-Chromosom *E* in Diakinese = DK_lE). *ChB* „Chiasma-Bereitschaften", vgl. Text S. 195; A_I Anaphase I. Reifungsteilung, A_{II} Anaphase II. Reifungsteilung, M_{II} Metaphase II. Reifungsteilung, übrige Bezeichnungen wie Abb. 24; Stadien aus den vorstehenden Abbildungen gemäß den Nummern in den Kreisen entnommen. Vergrößerung 2500mal.

Wenn wir die Chromosomengarnituren, ihre Strukturen und Mechanik mit dem Gesagten und der Abb. 25 überblicken, so treten folgende Merkmale in den Vordergrund:

1. Das Genom des *D. infernale* besteht in der Haploidgarnitur aus 16, dasjenige des *D. lacteum* aus 8 Chromosomen. Es treten keine Heterochromosomen auf.

2. Nach ihren Längen, ihren Metaphasenkonfigurationen und ihrer Chiasmafrequenz in der I. Reifungsteilung lassen sich die Chromosomen in 4 Gruppen (zu je 4 bzw. 2 Chromosomen für *D. infernale* bzw. *D. lacteum*) einteilen. In der II. Reifungsteilung und in der Mitose bleiben einzig noch die gruppentypischen Längenunterschiede als Unterscheidungsmerkmale.

3. Nach der äußeren Morphologie und den Teilungsvorgängen besteht kein Unterschied zwischen entsprechenden Gruppen beider Spezies.

4. Die Meiose beider Formen weist nur Bivalente auf.

5. *Das D. infernale (2n = 32) ist die tetraploide Form des D. lacteum (2n = 16) und stellt einen Fall reinster Autopolyploidie dar.* Die von BENAZZI (nach BENAZZI-LENTATI 1949) beschriebene V-Rasse (*2n = 16*) und G-Rasse (*2n = 32*) von DUGESIA BENAZZI (*D. gonocephala* aus Sardinien) weisen *rein zahlenmäßig* die gleichen Polyploidiestufen auf. Die G-Rasse verläuft allerdings spermatogenetisch subtetraploid (13—14 Bivalente).

Aus 3. und 5. gehen nach unserer Benennung der Chromosomen die Genom-Konstitutionsformeln

A	B	C	D	E	F	G	H	für Keimzellen *Lacteum*
AA	BB	CC	DD	EE	FF	GG	HH	für Keimzellen *Infernale*
AA	BB	CC	DD	EE	FF	GG	HH	für Somazellen *Lacteum*
AAAA	BBBB	CCCC	DDDD	EEEE	FFFF	GGGG	HHHH	für Somazellen *Infernale*

hervor. Bei einem individuell normalen Kernphasenwechsel entspricht also das Soma-Genom des *D. lacteum* dem Keimzellen-Genom des *D. infernale*. Die Metaphasenkonfigurationen (in beiden Spezies nur 4 verschiedene!) und die Chiasmafrequenzen scheinen darauf hinzudeuten, daß die S. 188 und 196 erwähnten Gruppendifferenzierungen Präparationsartefakte sind. Unter dieser Voraussetzung können die zur „*Lacteum*-Stufe" halbierten diploiden und halpoiden *Infernale*-Genome nochmals in 2 lebens- und fortpflanzungsfähige Hälften (2 „Tricladenindividuen" zu $2n = 8$, $n = 4$ Chromosomen ergebend) unterteilt werden. Dieses Evolutionsproblem wird uns in der allgemeinen Besprechung eingehender beschäftigen.

Die Konstitutionsformeln zeigen eindeutig das Vorhandensein doppelter Homologiebeziehungen, nämlich solcher innerhalb ein und desselben Genoms (intragenomiale Homologiebeziehungen) und solcher zum Genom der andern Spezies (extragenomiale Homologiebeziehungen). Zur eindeutigen kurzen Bezeichnung wird in der Folge von Intrahomologien (homologe Chromosomen innerhalb einer Artgarnitur) und Extrahomologien (homologe Chromosomen zwischen den Garnituren verschiedener Arten) gesprochen. *Die extrahomologen Beziehungen können nur durch Bivalente dargestellt werden, welche im eigenen somatischen Genom durch ihre Anzahl die Stufe der Polyploidie anzeigen und in speziesfremden Genomen über niederere Polyploidiegrade bis zur Haploidzahl verfolgt werden können.* Setzt sich ein Genom nur aus Bivalenten mit extragenomialen Homologiebeziehungen zusammen, so liegt der reinste Fall der Autopolyploidie vor.

II. Die Kernverhältnisse.

Schon bei einer vergleichenden Betrachtung der Kerne verschiedener Gewebe von *D. infernale* und *D. lacteum* (Abb. 29) fällt der bedeutende Größenunterschied der tetraploiden Kerne gegenüber den diploiden auf, eine Beziehung, die nur für die „kongruenten" Ovarialkerne eine Ausnahme macht (Abb. 27). Die relativ gleichsinnige Änderung der großen Kerndurchmesser (angenähert eine Verdoppelung in allen Geweben) steht neben dem verschiedenen Verhalten der kleinen Kerndurchmesser (je nach Gewebeart verdoppelt bis gleichbleibend) in Zusammen-

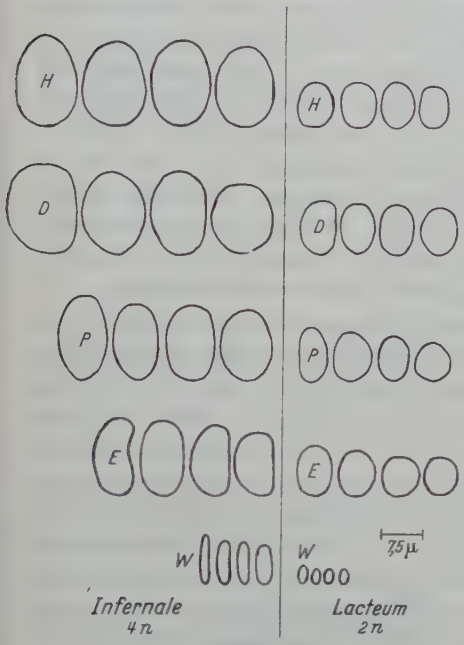


Abb. 26.

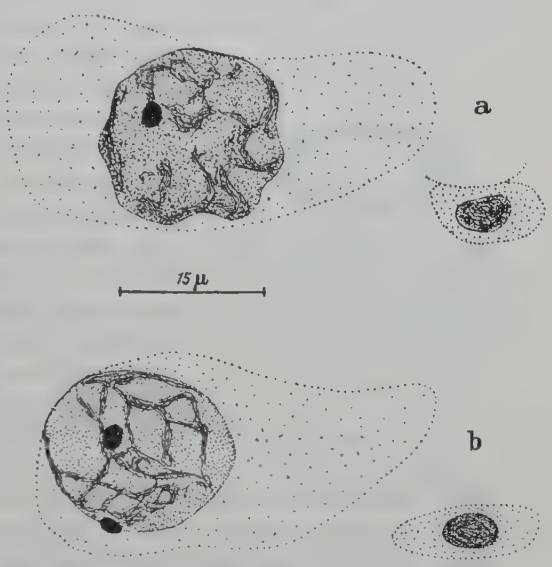


Abb. 27a u. b.

Abb. 26. Kernumrisse verschiedener Gewebe der beiden *Dendrocoeliden*, links für *Dendrocoelum infernale*, rechts für *Dendrocoelum lacteum*, aus: *H* Hoden; *D* Darm; *P* Parenchym; *E* Epidermis; *W* Wandung Exkretionskanal. Man beachte die Abnahme des kleinen Kerndurchmessers von *H*—*E* der 4*n*-Kerne. Vergrößerung 700mal, aus Paraffinschnitten.

Abb. 27 a u. b. Ovarienkerne des *Dendrocoelum infernale* (a) und des *Dendrocoelum lacteum* (b) aus Paraffinschnitten (je eine reife und eine junge Oocyte). Vergrößerung 1300mal.

hang mit den Zellverhältnissen und der allgemeinen Topographie der Organe (nächstes Kapitel).

In den Schnitt- und Quetschpräparaten erscheinen die Kerne der verschiedenen Zellarten in überwiegender Anzahl als Ellipsen, einige als Kreise. Für die körperliche Kernform dürfte daher mit genügender Annäherung das Rotationsellipsoid gelten, welches in frischen Chromosomenpräparaten an „schwimmenden" Kernen, die durch gequetschtes Gewebe „rotierten", direkt beobachtet wurde. Die gemessenen linearen Ausdehnungen (Tabelle 6 I, die beiden Hauptachsen einer Ellipse, für die „Kugelformkerne" der Kreisdurchmesser) wurden nach der Formel $a \cdot b^2 \cdot \frac{4}{3} \cdot \pi$ zum kubischen Kernmaß ausgewertet (a und b = Ellipsenhalbmesser bzw. Kreisradien). Allgemeine kern- und zellphysiologische Unterschiede bedingen relativ große Standardabweichungen (Tabelle 6 II), welche aber gleichmäßig vorhanden sind und bei Vergleichen derselben Gewebe beider Spezies keine

Überschneidungen zeigen. Die deutliche Sonderstellung der *Infernale*-Hodenkerne in den Orzein-Essigsäurepräparaten ist statistisch gesichert und wie schon erwähnt (Parallelität zu den Chromosomenlängen S. 196!) wahrscheinlich durch Polyploidie bedingt (verschiedene Permeabilitäten und Plasmone, Abb. 28).

Wenn wir die Inhalte der Medianflächen der Kerne einander gegenüberstellen, so verhalten sie sich (nach der Formel $a \cdot b \cdot \pi$ gerechnet) von *D. lacteum* zu *D. infernale* wie 1:2 für Hoden- und Parenchymgewebe aus Paraffinschnitten, wie 1:3 für Hodengewebe nach Orzein-Essigsäurebehandlung und wie 1:1 für Ovariumgewebe (Paraffinschnitte). Als Vergleichsmöglichkeit dieser Resultate ergibt sich nur das Beispiel der „nuclear areas" im intestinalen Epithelium diploider und tetraploider *Artemia salina*-Formen nach STELLA 1933: Das Verhältnis der Medianflächen wird bei den Diploiden 100—130 (Formen aus Cagliari, Fezzan, Cufra, Cette, La Palme) und mit 330 für die $4n$-Formen aus Capodistria angegeben. Die angenäherte Proportion 1:3 wäre also schon flächenmäßig vorhanden, wogegen sie bei unseren Erhebungen erst räumlich auftritt (Tabelle 6 III).

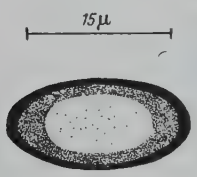


Abb. 28. Schema der Hodenkerne nach den Kernmessungen der Tabelle 6. Hell punktiert der Mittelwert für *Dendrocoelum lacteum*, dunkel derjenige für *Dendrocoelum infernale* und schwarz dessen Zunahme in den Orceinessigsäurepräparaten. Vergrößerung 1300mal.

Die Polyploidiebeziehung der beiden Dendrocoeliden drückt sich in den Kerndimensionen als ein erstes sicheres Unterscheidungsmerkmal aus. Es besteht auch hier die aus vielen tierischen und pflanzlichen Fällen bekannte „Chromatin-Kern-Relation". Die doppelte Chromatinmenge (der doppelte Chromosomensatz) des *D. infernale* formt gegenüber dem *D. lacteum* doppelt so groß erscheinende Kerne mit 3fachem Rauminhalt. Erstaunlicherweise sind die Eikerne bei beiden Spezies gleich groß. Offenbar sind die Verhältnisse im „Riesenraum" des diploiden Eikernes spezifisch verschieden von den übrigen Kernen, so daß im tetraploiden Eikern bei *D. infernale* der Gigascharakter nicht zur Auswirkung kommt. Das Verhältnis Hodenkerne zu Eikernen beträgt für *D. lacteum* 1:10 (vgl. Tabelle 6 II). Wiederum kann als paralleles Beispiel die Größe der Eikerne der *Artemia salina*-Formen von Cagliari ($2n$-Form, sexuell) und von Capodistria ($4n$-Form, parthenogenetisch) nach ARTOM 1912 angeführt werden.

Tabelle 6. *Dimensionen und Volumina verschiedener Kernarten der beiden Dendrocoeliden. Je 100 Kerne, Mittelwert und Standardabweichungen in μ und μ³.*

Kernart, Präparat		Hodenschnitte	Parenchymschnitte	Hodenquetschung	Ovariumschnitte
		I. Lineare Maße.			
Länge	*Infernale*	16,4 ± 1,4	17,5 ± 1,6	18,9 ± 1,8	19,0 ± 2,0
	Lacteum	10,9 ± 1,2	11,0 ± 1,2	11,0 ± 1,3	18,2 ± 1,4
Breite	*Infernale*	8,2 ± 0,9	8,2 ± 1,2	9,7 ± 1,6	14,7 ± 2,1
	Lacteum	5,6 ± 0,8	5,9 ± 0,8	6,4 ± 1,1	14,9 ± 2,2
		II. Kubische Maße (Volumen).			
	Infernale	580 ± 130	630 ± 190	940 ± 250	2120 ± 800
	Lacteum	180 ± 70	200 ± 70	240 ± 100	2150 ± 700
		III. Vergleich der Volumina (Annäherung).			
Lacteum : *Infernale*		1:3	1:3	1:4	1:1

III. Die Zellen-, Gewebe- und Organverhältnisse.

Die Zellmessungen (Tabelle 7) ergeben ein Verhältnis der Volumina wie 1:3 von *D. lacteum* zu *D. infernale*. Die Kern-Plasmarelation bleibt also erhalten, in Übereinstimmung mit dem was Vandel 1946 (S. 406) feststellt: «Les noyaux des formes polyploides sont donc «géants» par rapport aux noyaux diploides homologues. L'existence d'un rapport nucléo-plasmatique, mis en lumière par R. Hertwig, implique que la taille des cellules des formes polyploides doit être également géante. J'ajoute qu'une expérience toute récente due à Comandon et de Fonbrune (1942) a prouvé le bien fondé de la loi de Hertwig. En geffrant un noyau tétraploide dans le cytoplasme d'une Amibe diploide, ils ont constaté que la masse cytoplasmatique s'accroît pour se mettre en équilibre avec la nouvelle masse nucléaire. Ces «lois» semblent avoir un grand caractère de généralité.»

Den 3fachen Zunahmen der Kern- und Zellvolumina in der Tetraploidstufe stehen „nur" die Körper- und Organvolumina der Diploidstufe zur Verfügung. Unsere Schnitte (Abb. 29) beziehen sich auf 18—20 mm lange je 4—5 mm breite *Lacteum*- und *Infernale*-Individuen. Die Optima der Körpermaße betragen für *D. lacteum* nach Steinmann 1913 in der Länge 26 mm, in der Breite 6 mm und für *D. infernale* nach eigenen Messungen 22 mm, bzw. 5 mm. Aus diesen Zahlen ergibt sich eine nahezu übereinstimmende Körpergröße beider Spezies. Auch die allgemeine Konfiguration ihrer Organe bleibt dieselbe, was neben der Abb. 4 zahlenmäßig durch die in der üblichen Darmformel zusammengefaßten Divertikel manifestiert wird.

Darmdivertikelschema für *Lacteum*:	16—19,	2mal (10—15),	16—19	(Steinmann 1913)
Darmdivertikelschema für *Infernale*:	14—22,	2mal (12—16),	13—22	(gem. S. 185)
Unterschied der Mittel	0,5	1,5	0	

Die Abb. 1 könnte, abgesehen von den fehlenden Augen, im vollen Umfange auch für das *Dendrocoelum lacteum* Geltung haben.

Die 3 Bedingungen im *Infernale*-Organismus, daß nämlich tetraploide Zellen in einem „diploiden" Körpervolumen „diploid" proportionierte Organe zusammensetzen, führen zu Änderungen nach Zahl, oder nach Zahl und Form der Zellen. Der erste, einfachere Fall kann in „räumlichen" Organbildungen wie Hoden- und Parenchymräumen verwirklicht werden. Sie sind gegenüber Lacteum mit weniger, dem diploiden Charakter ähnlichen, in Länge, Breite und Dicke

Tabelle 7. *Flächen und Volumen verschiedener Zellarten der beiden Dendrocoeliden.*

Art der Zählung oder Messung	*Lacteum*	*Infernale*	Verhältnis
I. Anzahl Wandungszellen im Vas deferens über 20 Querschnitte	382	195	2:1
II. Anzahl Hodenzellen je 1000 Flächeneinheiten Okkular-Raster in Querschnitten	1004	480	2:1
Mittel dieser Zellflächen in μ^2	56	117	1:2
Mittel der Kernmedianflächen in μ^2	48	101	1:2
III. Querschnittsflächenmittel aus 50 Zellen			
Drüsensackepithel in μ^2	15	47	1:3
Oviduktwandung	17	50	1:3
IV. Zellvolumen, Mittel aus 50 Zellen			
Drüsensackepithel in μ^3	394	1414	1:3
Oviduktwandung	383	1125	1:3

vergrößerten Zellen angefüllt, deren Querschnittsflächen (Abb. 29A) sich zur *Lacteum*-Stufe wie 2:1 verhalten. Der 2. Fall betrifft „flächenhaft" ausgebreitete

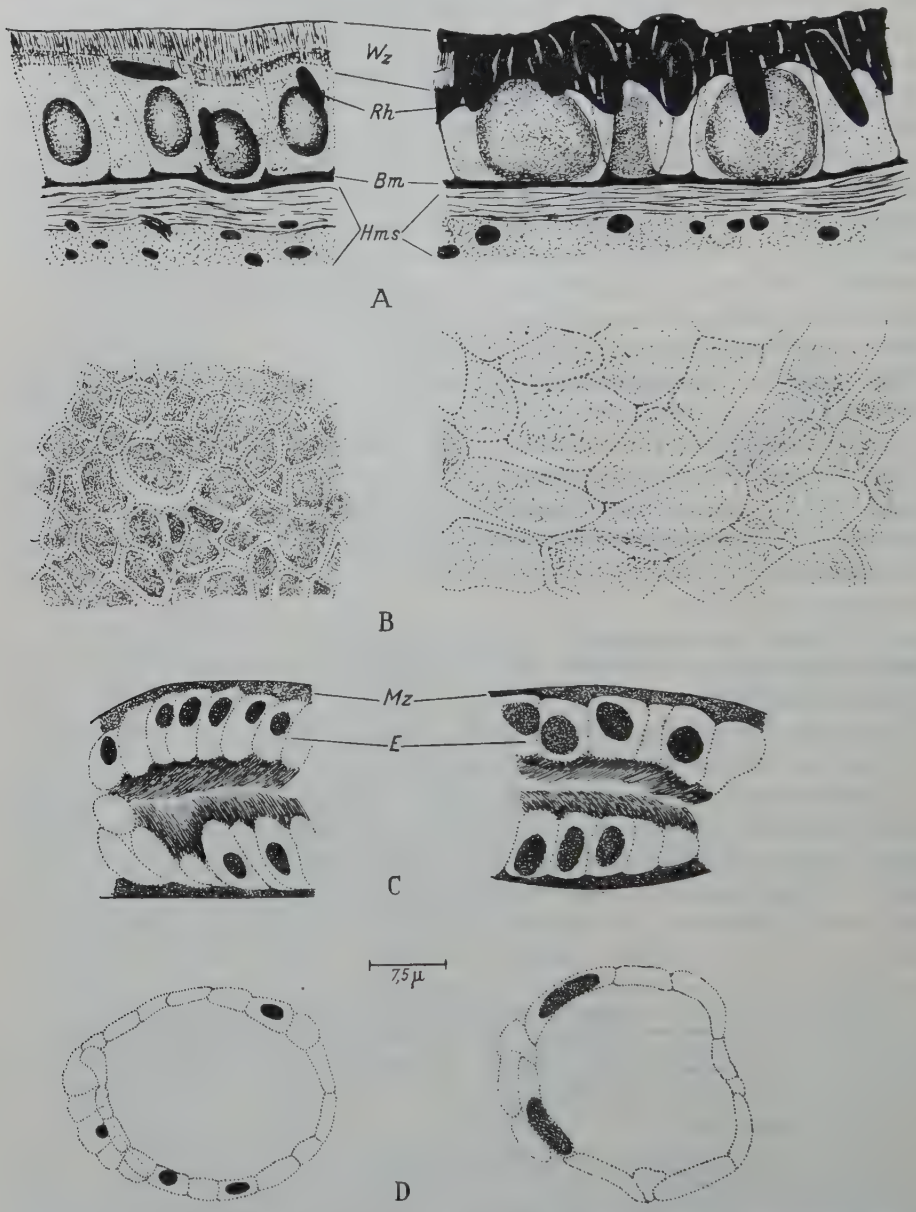


Abb. 29A—D. Beispiele diploider und tetraploider Gewebe und Organe. Links für *Dendrocoleum lacteum*, rechts für *Dendrocoleum infernale*. Paraffinschnitte: A Epidermis längs; B Drüsensackepithel quer; C Ovidukt längs; D Hauptexkretionskanal quer; *Wz* Wimperzone (Basalkörner der Wimpern im Zellleib); *Rh* Rhammiten (Schleimpropfen), bei *Dendrocoelum infernale* in sehr großer Zahl; *Bm* Basalmembran; *Hms* Hautmuskelschlauch; *Mz* Muskelzone; *E* Epithel mit Wimpern. Vergrößerung 1300mal.

Differenzierungen wie z. B. Epithelien oder mit einschichtigen Endothelien ausgekleidete Ausführungsgänge von Drüsen, Exkretionsorganen und Gonaden. Sie werden ebenfalls mit weniger, in einer Raumdimension (meistens der Dicke) je-

doch dem diploiden Charakter entsprechenden Zellen aufgebaut, deren Querschnittsflächen (Abb. 29B) sich zur *Lacteum*-Stufe logischerweise wie 3:1 verhalten und damit das Volumverhältnis unmittelbar wiedergeben. Dies ist aber nur der Fall, wenn die Ebene der Schnittführung senkrecht zur unveränderten Raumachse (Abb. 29B) steht, also senkrecht zur Dicke der Gewebe. In den anderen Fällen (Längs- und Querschnitte durch Organe, Abb. 29A, C, D) erscheinen die Zellen auch in „flächenhaften" Differenzierungen im Verhältnis 2:1. Die mit der relativ großen Änderung von Länge und Breite verbundene Abplattung der Zellen und damit auch der Kerne (in Abb. 29D besonders deutlich) ergibt ähnliche Bilder, wie sie FANKHAUSER 1945 erstmals für polyploide Salamanderlarven veröffentlichte. In beiden Beispielen bleibt die Dicke der Gewebe (die Zellhöhe) in Organen, deren Hauptfunktion im Stoffaustausch oder in der Wahrung eines gewissen Lumens zu suchen ist, durch die Polyploidiestufen unverändert erhalten (Vornierenbläschen, Vornierenkanäle, Linsenepithel bei *Salamander*; Epidermis, Geschlechtsorganepithelien, Exkretionskanäle bei *Dendrocoelum*).

IV. Ökologische Beobachtungen und Experimente.

Bei der Überführung der in den natürlichen Fundstellen (Klausen und Limmat) gesammelten Planarien ins Laboratorium ergaben sich Gelegenheiten, Beobachtungen über ihr Verhalten gegenüber veränderten Umweltbedingungen anzustellen. Vorerst stellten sich die Probleme der Vorzugstemperatur, der Verträglichkeit gegenüber Temperaturschocks und schließlich die Frage nach der ökologischen Valenz polyploider Formen.

1. Das Wohnwasser.

Es ergab sich der günstige Umstand, daß über die natürlichen Verhältnisse an den betreffenden Fundstellen zuverlässige Angaben vorhanden waren (Tabelle 8)[1]. Neben den Veränderungen im chemischen Milieu vom Naturstandort zum Laboratorium fallen vor allem die gleichmäßigen Klausentemperaturen gegen die schwankenden Limmattemperaturen auf.

Tabelle 8. *Wassermessungen für Fundstellen und Laboratorium.*

Art der Messung	Klausen	Limmat	Laboratorium*
I. Temperaturen in ° C.			
Zeit	1948	1946—1949	1947—1949
Zahl der Messungen	36	192	108
Durchschnitt wärmster Monat	6,9	23,6	17
Durchschnitt kältester Monat	5,9	2,9	14
Extreme warm/kalt	7,1/4,8	26,6/2,4	17/12
II. Chemische Daten (Mittelwerte in Milligramm je Liter).			
Zeit	1949	1948	1948
Zahl der Proben	1	12	12
H-Ionen-Konzentration (p_H)	7,5	8,15	7,5
Karbonathärte (Französische Grade)	12,0	17,0	12,8
Sauerstoffgehalt	—	10,8	8,8
Freie Kohlensäure	5,0	—	6,1
Chloride	0,8	1,05	1,4
Nitrate NO_3	2,4	0,59	1,6
Eisen und Mangan	0,0	0,0	0,0
Oxydierbarkeit $KMnO_4$	2,2	—	5,5

* Laboratoriumstemperaturen für Klausenpopulationen vgl. S. 183.

[1] Das Zahlenmaterial sei der Bauleitung Fätschbachwerk und den Stellen der Wasserversorgung der Stadt Zürich bestens verdankt.

Die konstanten Laboratoriumstemperaturen waren also nur den Limmatpopulationen „fremd". Diese überstanden jedoch ohne Schaden die Unterschiede beim Versetzen aus 24° C-Flußwasser.

2. Die Vorzugstemperatur.

Der Begriff der Vorzugstemperatur wurde von HERTER (1941) für Landtiere als diejenige Bodentemperatur definiert, bei der sie zur Ruhe kommen. Wir können die Vorzugstemperatur sinngemäß für die Wassertemperatur bei Wassertieren übernehmen.

Folgende Versuchsanordnung wurde zur Bestimmung der Vorzugstemperatur verwendet: Eine 150 cm lange Aluminiumwanne (Wandung 2 mm, Querschnitt nach Abb. 30*D*) wurde waagrecht mit einem Ende (Abb. 30*A*, Kälteende = *K*) im Gefrierabteil eines Kühlschrankes angeschlossen, dessen Türöffnung mit einer Isolierplatte (nur eine Querschnittsöffnung für die Wanne aufweisend) verschlossen wurde. In 110 cm Entfernung vom Austritt aus dem „Kühlaggregat" wurde am anderen Ende der Wanne das „Hitzeaggregat" in Form einer 40-Watt-Glühlampe mit vorgeschaltetem Schiebewiderstand angebracht (Abb. 30*D*). Mit 1 Liter Wasser in der Wanne (1,5 cm Wasserhöhe) konnte das in Abb. 30*C* dargestellte Temperaturgefälle hergestellt werden. Als Versuchsstrecke galten die 100 cm von der Außenseite der Isolierplatte gegen die Lampe. Die Temperaturschwankungen an den 5 Thermometern (T_1—T_5 bei 0 cm, 25 cm, 50 cm, 75 cm und 100 cm) betrugen $\pm$ 0,75° C bei einem Mittel von 2,5°, 12,75°, 18,5°, 23,0° und 34,25° für das einzelne Instrument.

Die Populationen wurden getrennt in Serien zu 20 Tieren bei 50 cm (Mitte der Versuchsstrecke, 18,50°) in das Gefälle eingesetzt und die Wanne lichtdicht verschlossen. Nach 8 Std wurde ihre Einstellung abgelesen. Der Versuch wurde mit den gleichen Tieren 4mal wiederholt und die Beobachtungen aufsummiert (Abb. 30*A*). Anfängliche Zwischenkontrollen zeigten, daß sich die Planarien nach 2—3 Std zu $^2/_3$, nach 4—6 Std alle „festgesetzt" hatten. Ein Unterschied in der Temperaturwahl im Laufe der Wiederholungen, oder von jüngeren zu älteren Exemplaren bestand nicht.

Die Frequenzkurven (Abb. 30*A*), nach PEARSON (1902) ausgewertet, ergaben nachstehende Vorzugstemperatur für die untersuchten Planarienarten (Tabelle 9).

D. infernale qualifiziert sich nach unseren Erhebungen eindeutig als Kaltwasserform, die denn auch bei einer Haltung im Planarienbecken des Laboratoriums (12—17° C, 10 Exemplare) innerhalb 2—3 Wochen einging. Eine bedeutsame Sonderstellung nimmt die relativ hohe Vorzugstemperatur der *Pl. alpina* ein, wurde doch die Population in gleichen Temperaturverhältnissen gesammelt

Tabelle 9. *Vorzugstemperaturen einiger Tricladenarten in ° C.*

	Zahl Tiere	Zahl Beobachtung	Extremeinstellung	Gipfeltemperatur	Vorzugstemperatur[1]	Laborwasser
Infernale[2]	20	98	0—18	5,5 $\pm$ 1,1	6,0	5—8
Alpina	20	100	8—20	15,2 $\pm$ 0,6	15,0	5—8
Lugubris	20	100	4—26	16,2 $\pm$ 0,6	16,0	12—17
Lacteum	20	100	12—23	17,0 $\pm$ 0,7	17,0	12—17
Gonocephala	20	100	8—25	17,8 $\pm$ 0,7	17,5	12—17

[1] Auf 0,5° C auf- oder abgerundete Werte.

[2] Abgang: 2 Exemplare durch Wärmetod in letzter Serie (vgl. Abb. 30*A*).

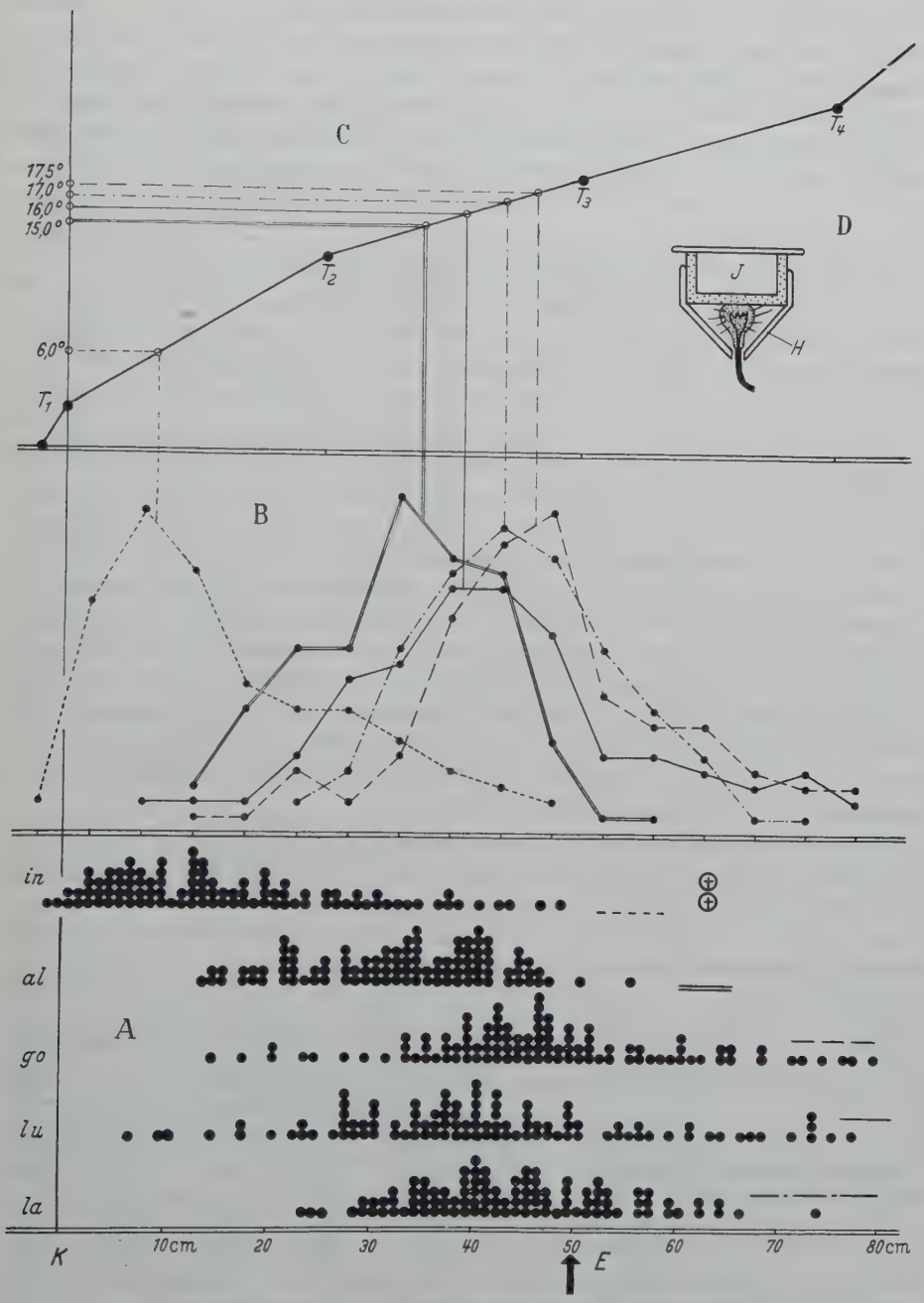


Abb. 30 A—D. Vorzugstemperaturversuch. Tiereinstellungen (A), Frequenzkurven (B), Temperaturgefälle und Vorzugstemperaturen (C), Querschnitt durch die Aluminiumwanne mit „Hitzeaggregat" (D), vgl. auch Text S. 204. Populationen: *la* (—·—·—) *Lacteum*, *lu* (———) *Lugubris*, *go* (— — —) *Gonocephala*, *al* (═══) Alpina, *in* (- - - - -) *Infernale*; *K* Kälteende (vgl. Text S. 204); *E* Einsatzstelle der Tiere; T_{1-4} Thermometer; *H* Halteblech für Glühbirne. ** Wärmetod zweier Infernale bei 20,6°.

und gehalten wie *D. infernale*. Dieses Resultat ergänzt die Befunde von STEINBOECK (1942) über die eurythermen Eigenschaften dieser bis dahin als extrem stenotherm bezeichneten Form. Neben *Pl. alpina* demonstrieren auch die aus der Limmat stammenden Formen (*Pl. lugubris, D. lacteum* und *Pl. gonocephala*), bei 24° C gefangen und direkt in das Gefälle eingesetzt, eine gewisse Konstanz der Vorzugstemperatur, die ungefähr in der Mitte zwischen den Extremtemperaturen liegt, die überhaupt noch ertragen wurden.

3. Die Widerstandsfähigkeit gegen Temperaturschocke.

In der Literatur stößt man immer wieder auf die Bemerkung, daß die Turbellarien besonders empfindlich seien gegen plötzliche Temperaturunterschiede in ihrem Wohnwasser. Nähere Angaben über schädliche Temperaturschocke sind nicht vorhanden, interessieren jedoch allgemein und im Rahmen dieser Arbeit.

Ein Stufenthermostat bot die Möglichkeit das Laboratoriumswohnwasser in Gläsern zu 3 Dezilitern auf den Stufen 3,5°, 8,5°, 15,5°, 22,5° und 30,0° C zu halten. Je 10 Exemplare *D. infernale*, *D. lacteum*, *Pl. alpina*, *Pl. lugubris*, und *Pl. gonocephala* wurden aus ihren „Laboratoriumsstandorten" (vgl. S. 183) in Trinkgläsern mit 2 Deziliter Wasser, das unmittelbar vorher auf die genannten Temperaturstufen gebracht worden war, für 24 Std den verschiedenen Temperaturschocken ausgesetzt. Darauf wurden die Tiere, sofern sie noch lebten, in den gleichen Gläsern auf die Laboratoriumstemperatur „zurückgeschockt" und während 10 Tagen ihr Fortleben registriert. Es zeigte sich, daß unterhalb den in Tabelle 10 zusammengefaßten kritischen Schocktemperaturen keine Schädigungen auftraten. Erstaunlich hoch liegt die tödlich wirkende Schocktemperatur bei *D. infernale* (21—22°, vgl. Text zu Abb. 30), vor allem wenn seine sehr niedrige Vorzugstemperatur in Betracht gezogen wird.

Allgemein liegt die kritische Schocktemperatur der untersuchten Arten unterhalb der tödlich wirkenden Schocktemperatur laut Tabelle 10 und oberhalb des Wärmeextrems im Temperaturgefälle laut Tabelle 10 (aus Tabelle 9 entnommen). Die Kontrollen in den Trinkgläsern der Laboratoriumsstandorte (Eiskasten und Planarienbecken) blieben durchwegs am Leben.

Tabelle 10. *Die Lebensfähigkeit einiger Tricladenarten in verschiedenen Schocktemperaturen nach Prozent der Überlebenden bei 24 Std Schockdauer.*

	Infernale	*Alpina*	*Lacteum*	*Lugubris*	*Gonocephala*
Laboratoriumstemperatur in °C	5	5	15	15	15
Schocktemperaturen in °C: 3,5	100	100	100	100	100
8,5	100	100	100	100	100
15,5	100	100	100	100	100
22,5	0	25	100	100	100
30,0	0	0	0	0	0
Kritische Schocktemperatur in °C etwa	22	24	30	30	30
Vorzugstemperatur in °C	6	15	17	16	17,5
Differenz in °C	16	9	13	14	12,5
Wärmeextrem im Temperaturgefälle °C	18	20	23	26	25
Anzahl verwendeter Exemplare	20[1]	40	40	40	40

[1] Von dieser seltenen Art konnten nicht mehr verwendet werden.

4. Die Widerstandsfähigkeit gegen Gifte.

Die Experimente von CHILD (1912) über die Lebensfähigkeit von Planarien verschiedenen Alters und Ernährungszustandes in stark verdünnten Alkohollösungen und die Feststellung von TISCHLER (1936), daß polyploide Blütenpflanzen eine erhöhte Widerstandsfähigkeit gegenüber ungünstigen Außenbedingungen aufweisen, regten zur Prüfung der Widerstandsfähigkeiten unserer Planarienpopulationen gegen Gifte an.

In einer ersten Untersuchungsreihe wurde mit Ausnahme der um 50% reduzierten Konzentration absoluten Alkohols (7,5 cm³ auf 1000 cm³ Laboratoriumswasser verdünnt) die allgemeine Experimentanordnung nach CHILD (1912) übernommen: Je 10 Exemplare *D. in-*

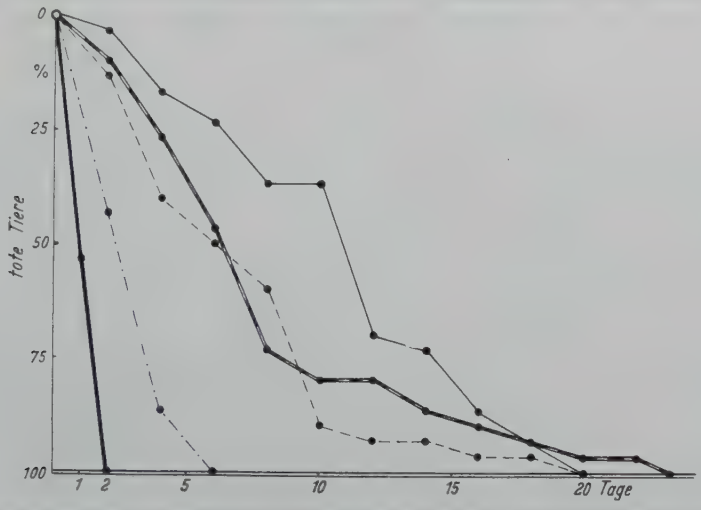


Abb. 31. Darstellung der Lebensfähigkeit einiger Planarienarten in stark verdünnter Alkohollösung (vgl. Text S. 207) als Absterbekurven in Prozent der eingegangenen Exemplare und nach Tagen ihres Überlebens dargestellt. Die Ergebnisse im Polyploidiefall *Lacteum-Infernale* „breit-schwarz" (*Lacteum*) und „breit-weiß-schwarz" (*Infernale*) hervorgehoben (je 30 Exemplare verwendet). (·—·—·—) *Gonocephala*, (- - - -) *Lugubris*, (———) *Alpina* (je 60 Exemplare verwendet). Alle Tiere 10—14 mm lang, gut genährt, 1—2 Tage nach Einfangen.

fernale und *D. lacteum*, *Pl. alpina*, *Pl. lugubris* und *Pl. gonocephala* wurden in luftdicht verschließbare, bis zum Deckel ohne Luftblasen mit der genannten Alkoholmischung gefüllten 300-cm³-Standzylinder verbracht. Diese Versuchsgefäße wurden in einem großen Standzylinder mit der gleichen Versuchslösung überschüttet bis der Flüssigkeitsspiegel wenige Millimeter unter ihre Deckelhöhe gestiegen war. Dabei gelangten kleine Mengen Alkohollösung zwischen die Deckelränder und die Glasränder und bildeten einen willkommenen hermetischen Verschluß. Die großen Standzylinder erhielten ebenfalls einen luftdichten Verschluß und wurden in die beiden Laboratoriumsstandorte (Planarienbecken, 15° C, Eiskasten, 6° C) verbracht, denen zuvor unter Vermeidung von Temperaturdifferenzen die entsprechenden Versuchstiere *(D. lacteum, Pl. lugubris, Pl. gonocephala, D. infernale, Pl. alpina)* entnommen worden waren. Die Versuchslösung wurde unmittelbar vor dem alle 48 Std erfolgenden Wechsel neu hergestellt (aus Eiswasser für Infernale- und Alpinaversuche).

Das Diagramm der Abb. 31 zeigt die Absterbekurven der genannten Planarienarten in den durch Alkohol verschlechterten Lebensbedingungen. Die besonders interessierenden Ergebnisse im Polyploidiefall sind durch stärkere Strichführung *(D. lacteum* und *D. infernale)* hervorgehoben. Mit dem Wechseln der Versuchslösung wurden die eingegangenen Tiere (mehr oder weniger kompakte Schleimhäufchen) alle 48 Std registriert und entfernt. Nur bei den schnell absterbenden

Lacteum-Exemplaren wurde alle 24 Std ausgezählt. Aus den in Laboratoriumswasser unter sonst gleichen Bedingungen gehaltenen Kontrollen waren keine Abgänge zu verzeichnen.

Der Verlauf der „Sterbekurven" zeigt eine deutlich erhöhte Lebensfähigkeit der Tetraploidform *D. infernale* gegenüber der Diploidform *D. lacteum* unter den gegebenen Umständen. Die ersten 50% der *Infernale*-Exemplare ertragen die Versuchsbedingungen rund 6—7mal, die zweiten 50% gar 12—14mal so lange wie die Vertreter der *Lacteum*-Art. Eine gewisse Angewöhnung für Individuen, die über den 10. Tag hinaus am Leben bleiben, ist auch bei den anderen, „*Infernale-Widerstandsfähigkeit*" aufweisenden Arten, *Pl. lugubris* und *Pl. alpina*, zu konstatieren. Bei jeder untersuchten Art konnte festgestellt werden, daß kleinere. d. h. jüngere Tiere (2—4 mm) die verschlechterten Außenbedingungen besser ertrugen.

Eine 2. Untersuchungsreihe wurde durch die von Bogen (1949) angestellten Permeabilitätsuntersuchungen an Zellen der diploiden und tetraploiden Form der Nachtkerze *(Oenothera franciscana)* angeregt. Bogen (1949) bespricht seine Ergebnisse unter anderem wie folgt (S. 100): „2. Im einzelnen ergibt sich, daß 3 Stoffe in die $4n$-Zellen deutlich schneller aufgenommen werden: Dicyandiamid (um 70%), Thioharnstoff (um 42%) und Azetamid (um 134%). Die verbleibenden 3 Stoffe werden langsamer aufgenommen, doch ist die Differenz nicht groß genug, als daß sie einwandfrei gesichert werden könnte. Für Harnstoff liegt sie mit 21% gerade an der Grenze der statistischen Sicherung, für Glyzerin und Malonamid unter dieser Grenze." Für unsere Versuche wurden Glyzerin und Azetamid, also 2 „Extreme" im eben zitierten Sinne, gewählt. Entsprechend den Alkoholversuchen wurde die Lebensfähigkeit der Planarienarten in Glyzerin- und Azetamidlösungen in den beiden Laboratoriumsstandorten (Eiskasten, 6° C, für *D. infernale* und *Pl. alpina;* Planarienbecken, 15° C, für *D. lacteum*, *Pl. lugubris* und *Pl. gonocephala*) beobachtet. Je 10 Exemplare dieser Versuchsarten gelangten in gewöhnliche Trinkgläser (mit Glasplatten vor Verunreinigungen abgedeckt). die 250 cm³ folgender Lösungen enthielten: Im einen Falle wurden 2 cm³ konzentriertes Glyzerin auf 100 cm³ mit Leitungswasser verdünnt, im andern Falle 4 g kristallines Azetamid in 100 cm³ Leitungswasser aufgelöst. Im Azetamidversuch verhielten sich alle Planarienarten gleich. Schwächere Konzentrationen (3—1 g je 100 cm³ Leitungswasser) wurden schadlos ertragen, 4%ige wäßrige Azetamidlösung tötet innerhalb 48 Std alle Tiere. Die Glyzerinversuche dagegen zeigten sehr deutliche Differenzen, indem die 2%ige wäßrige Glyzerinlösung von *D. lacteum* über 14 Tage ertragen wurde, beim *D. infernale* innerhalb 24 Std restlos tödlich wirkte. Die anderen Versuchsarten *(Pl. alpina*, *Pl. lugubris* und *Pl. gonocephala)* gingen im Verlaufe dreier Tage ein. Es wurden durchwegs 30 Exemplare von 10—14 mm Länge in gutem Ernährungszustand (Darmsystem gefüllt) je Art verwendet. Die Kontrollen in den mit Leitungswasser gefüllten, abgedeckten Trinkgläsern in den Laboratoriumsstandorten (Eiskasten und Planarienbecken) blieben alle am Leben.

Diese Resultate sind nach 2 Richtungen hin bemerkenswert, wenn wir Vergleiche mit Bogens Permeabilitätsuntersuchungen anstellen. Erstens ist die allgemeine Wirkung der angewandten Stoffe umgetauscht verschieden, das Glyzerin spielt offenbar im Planarienversuch die Rolle des Azetamides im Oenothera-

versuch. Zweitens dringt das Glyzerin nicht, wie in die pflanzlichen $4n$-Zellen, langsamer, sondern schneller in die tierischen $4n$-Zellen ein, oder dann ist der Schwellenwert verschieden. Die Giftversuche überblickend, kann gesagt werden, daß Alkohol und Glyzerin in gewissem Sinne als „Gegenspieler" die Lebensfähigkeit der di- und polyploiden Spezies *D. lacteum* und *D. infernale* sehr stark, bzw. sehr schwach beeinträchtigen. Die starke Alkoholwirkung auf *D. lacteum* ist daher nicht nur der erhöhten Temperatur des Wohnwassers zuzuschreiben. Diese Wirkungen werden im nächsten Abschnitt noch im Zusammenhang mit der Phänotypie des Polyploidiefalles zu erwähnen sein.

E. Besprechung der Resultate.

Nach den vorliegenden Untersuchungen stellen die beiden nahe verwandten Tricladenarten D. lacteum und D. infernale einen Fall natürlicher Autopolyploidie dar. Ihre makroskopische Anatomie stimmt mit Ausnahme der bei *D. infernale* fehlenden Augen überein. Die mikroskopische Anatomie zeigt, daß die tetraploiden „*Infernale*-Zellen", die das 3fache Kern- und Zellvolumen der „*Lacteum*-Zellen" aufweisen, durch Reduktion ihrer Zahl und Änderung ihrer Form die „diploiden" Organproportionen und -anordnungen wahren. Der Gigas-Charakter im polyploiden Genom wirkt sich somit nur bis zur Zellbildung aus, die offenbar an die Kern-Plasmarelation (vgl. S. 201) gebunden ist.

Abgesehen von den Unterschieden in den Kern- und Zellgrößen zeigt *D. infernale* gegenüber *D. lacteum* noch folgende Besonderheiten, die als spezifische Effekte der Polyploidiestufe zu deuten wären:

1. Die in viel größerer Zahl vorhandenen Rhammiten in der Epidermis des *D. infernale* (Abb. 29*A Rh*).

2. Das in den Querschnittserien beobachtete, auch dorsal vorhandene Wimperkleid der Epidermis des *D. infernale*. Es reicht bei *D. lacteum* dorsal nur bis zur Körpersaumzone.

3. Die vermutlich in Zusammenhang mit 1. stehende Schreckwirkung der Epidermis (vgl. Abschnitt C IV S. 187 über Beutefang) des *D. infernale*, die vom *D. lacteum* nicht ausgelöst wird.

4. Das verschiedene Verhalten der beiden *Dendrocoeliden* in den Giftversuchen. Bogen (1949) konnte bei Pflanzen auf einen gleich dicken, jedoch dichteren Bau der Grenzschichten tetraploider Zellen schließen. In unserem Falle wären weitere Untersuchungen notwendig.

Die Augenlosigkeit von *D. infernale* kann dagegen auf Grund der subterranen Lebensweise als Reduktionseffekt gedeutet werden. In Regenerationsversuchen im Dunkelkasten und unter Dauerbelichtung mit einer Tageslicht-Fluoreszenzröhre ersetzten beide Dendrocoeliden wieder ihren normalen, exstirpierten Kopfteil.

Die Möglichkeit der Rassen- oder Speziesbildung durch Polyploidie haben Vandel (1937), Ruebush (1938) und White (1940) auf Grund theoretischer Erwägungen an Hand der bekannten Chromosomenzahlen bei Hermaphroditen, speziell bei Turbellarien vorausgesagt. "In groups of hermaphrodite animals, however, there is no a priori reason, why polyploidy should not be one of the methods of spezies formation, just as it is in plants" (White 1940). Als Basiszahl gibt Vandel (1937) $n = 2$, $2n = 4$ für die *Rhabdocoelen* an, bemerkt aber: "It is interesting to note that the greater part of the Triclads, Turbellaria more highly

evolved than the Rhabdocoeles, have $n = 8$, $2n = 16$" (S. 526). Der Fall *Infernale-Lacteum* ist ein erstes Beispiel, das diese Ansichten stützt. Die auf S. 198 gemachten Überlegungen, wonach die Keimzellengarnitur des *Lacteum* (8 Chromosomen mit nur 4 verschiedenen Metaphase I-Formen: A = B = großer Ring; C = D = großes „V"; E = F = kleiner Ring; G = H = kleines „V") bereits eine Diploidstufe darstellen könnte, führen allerdings zu einer Basis $n = 4$, $2n = 8$. Sie könnte theoretisch nicht mehr ohne weiteres aufgeteilt werden. Zahlenmäßig weisen *Paravortex gemellipara*, *Opistomum sp.* und *Planaria simplissima* in einem Falle (neben $n = 3, 2n = 6$ und nach Pennypacker 1938 $n = 6, 2n = 12$) diese Basiskonstitution auf (Ruebush 1938). Wenn die Tricladen wirklich daraus hervorgegangen sind, so würden sich die bisher erwähnten Polyploidiestufen für *D. lacteum* und *D. infernale* zu tetraploiden bzw. oktoploiden verdoppeln. Logischerweise erfassen dann die Intrahomologien in der *Infernale*-Stufe statt 8mal 4 Chromosomen (AAAA usw. bis HHHH) 4mal 8 Chromosomen (eine Intrahomologie erstreckt sich z. B. über AAAABBBB, vgl. S. 198) . *Somit würde die Anzahl verschiedener Meiose-Metaphasekonfigurationen mit der Anzahl der Intrahomologien und Extrahomologien übereinstimmen, was schon in der Abb. 25 zum Ausdruck gebracht wurde.* Leider lassen sich intra- und extragenominale Homologiebeziehungen an Hand der Literaturabbildungen wegen des Fehlens der Wiedergaben der meiotischen Metaphase nicht, oder nur sehr schlecht außerhalb der beiden *Dendrocoeliden* verfolgen. Kommende Untersuchungen werden vielleicht den eben erwähnten Anfang eines „Chromosomenschlüssels" für die Tricladen oder Turbellarien bestätigen oder vermehrte Beispiele zu Tage fördern. Vorläufig scheint es noch verfrüht, die Resultate von Pennypacker (1938), wonach *Curtisia foremanni* (Planaria simplissima) und *Bdelloura candida* $n = 6$ Chromosomen (ein langes, vier mittlere und ein kurzes) besitzen, in „unserem" Sinne theoretisch auszuwerten.

Der subterrane, mehr oder weniger alpine Biotop, die sehr niedrige Vorzugstemperatur und schließlich die Augenlosigkeit des *Infernale* bestätigen die Ansicht Vandels (1937), daß mit der Zunahme der Chromosomenzahl (im polyploiden Sinne) in fast allen Fällen die Evolution und Spezialisation einer Individuengruppe parallel geht.

Abschließend muß noch erwähnt werden, daß die Bildung uniformer Geschlechtszellen und somit die sexuelle Vermehrung in einer aus lauter Bivalenten bestehenden Polyploidiestufe, wie D. infernale, ohne weiteres möglich ist. Offenbar haben wir es hier mit einem sehr „alten", gut stabilisierten Polyploiden zu tun. Sein Genom läßt sich wohl nicht zuletzt auch deswegen in 2 „D. lacteum-Hälften" aufteilen.

Zusammenfassung.

Eine neue Fundstelle (Quellbächlein mit alpinem Biotop) am Klausenpaß (Kanton Glarus) von *Dendrocoelum infernale* gab Anlaß zu einer neuen, genaueren Untersuchung dieser bisher nur unvollkommen bekannten, seltenen Tricladenart (vgl. Steinmann 1913) und zu einem Vergleich mit der ihr nahestehenden Art *Dendrocoelum lacteum* (Müller).

Es konnte festgestellt werden:

1. *D. infernale* stimmt in seiner äußeren und inneren Morphologie in allen wesentlichen Merkmalen mit *D. lacteum* überein. Das einzige makroskopische Unterscheidungsmerkmal ist das Fehlen der „Augen" bei *D. infernale*.

2. Dagegen unterscheiden sich die Chromosomengarnituren der beiden Formen: *D. infernale* besitzt $2n = 32$, $n = 16$ metazentrische Chromosomen, die sich nach ihren mitotischen Längen und ihren meiotischen Metaphasekonfigurationen in 4 Achter- bzw. in 4 Vierergruppen unterteilen lassen. In der meiotischen Metaphase erscheinen je 4 „große" Ringtetraden, „große" V-Tetraden, „kleine" Ringtetraden und „kleine" V-Tetraden. *D. lacteum* besitzt $2n = 16$, $n = 8$ metazentrische Chromosomen, die sich nach ihren mitotischen Längen und ihren meiotischen Metaphasekonfigurationen in 4 Vierer-, bzw. in 4 Zweiergruppen unterteilen lassen. In der meiotischen Metaphase erscheinen je 2 „große" Ringtetraden, „große" V-Tetraden, „kleine" Ringtetraden und „kleine" V-Tetraden.

Damit erweist sich *D. infernale* (Steinmann) als die tetraploide Form von *D. lacteum* (Müller).

3. Alle Meiosestadien beider Formen verlaufen übereinstimmend. Es treten nur Bivalente auf.

4. Diese weitgehende Kongruenz läßt sich in einer für beide Formen „gemeinsamen" Genom-Konstitutionsformel darstellen. Hieraus wird auf das Vorhandensein doppelter Homologiebeziehungen geschlossen, nämlich solcher innerhalb ein und desselben Genoms (intragenomiale Homologiebeziehungen = Intrahomologien) und solcher zum Genom der anderen Form (extragenomiale Homologiebeziehungen = Extrahomologien).

5. In Übereinstimmung mit der Kern-Plasmarelation ergeben die Kern- und Zellmessungen der tetraploiden Stufe entsprechende Kern- und Zellvolumvergrößerungen. Die Ovarialkerne und -zellen bilden eine Ausnahme. Sie sind in beiden Formen gleich groß.

6. Das tetraploide *D. infernale* wird aus weniger Zellen als das gleich große *D. lacteum* aufgebaut. Die tetraploiden Zellen erscheinen in „flächenhaften" Differenzierungen (Epithelien mit den Funktionen der Abgrenzung von Körperhohlräumen, Kontakt mit Außen- und Innenwelt, Permeabilität!) samt ihren Kernen gegenüber den diploiden viel stärker abgeplattet. Die offenbar funktionell bedingte Dicke dieser Epithelien stimmt mit den Normen der Diploidstufe überein. In „räumlich" auswachsenden Organen (Parenchym, Keimzellenlager, Muskulatur) sind die vergrößerten tetraploiden Kerne und Zellen dagegen in ihrer Form gleich den diploiden.

7. Für *D. infernale* wurde eine Vorzugstemperatur von 6° C, für *D. lacteum* eine Vorzugstemperatur von 17° C bestimmt. Die tödlich wirkende Schocktemperatur liegt für *D. infernale* bei 22° C, für *D. lacteum* bei 30° C. Somit erscheint *D. infernale* als relativ eurythermere Form.

8. Gegenüber Alkohol ist *D. infernale* (bei 6° C) bedeutend resistenter als *D. lacteum* (bei 16° C). Dagegen erwies sich *D. infernale* (bei 6° C) gegenüber Glyzerin viel empfindlicher als *D. lacteum* (bei 16° C.)

9. Das *D. infernale* (Steinmann) stellt als tetraploide Form des *D. lacteum* (Müller) ein erstes Beispiel reinster Autopolyploidie im Tierreich dar.

Literatur.

Arnold, G.: The prophase in the ovogenesis and the spermatogenesis of *Planaria lactea* O.F.M. (Dendroc. lact. Oerst.). Arch. Zellforschg **3**, 431 (1909). — Artom, C.: Analisi comparativa della sostanza cromatica nelle mitosi di maturazione e nelle prime mitosi di segmentazione dell'uovo dell'*Artemia sessuata* di Cagliari (univalens) e dell'uovo dell'*Artemia*

partenogenetica di Capodistria (bivalens). Arch. Zellforschg **7**, 277 (1911). — Beauchamp, P. de: Turbellariés, Hirudinées, Branchiobdellidés, 2. Sér. Archives de Zool. **73**, 113 (1932). — Benazzi-Lentati, G.: Nuove ricerche sul differenziamento razziale in *Dugesia Benazzi* della Sardegna. Atti Soc. Toscana Sci. Naturali (Memorie) Ser. B. **56**, 1 (1949). — Bogen, H. J.: Permeabilitätsuntersuchungen an polyploiden Zellen. Z. Vererbungslehre **83**, 93 (1949). — Child, C. M.: A Study of Senescence and Rejuvenescence Based on Experiments with *Planaria dorotocephala*. Arch. Entw. mechan. **31**, 537 (1911). — Comandon, J., et P. de Fonbrune: Greffes nucléaires entre *Amoeba sphaeronucleus* et l'une de ses variétés colchiniques. C.r. Soc. Biol. Paris **136**, 746 (1942). — Modifications héréditaires de volume provoquées par l'échange du noyau entre *Amoeba sphaeronucleus* et ses variétés colchiniques. C. r. Soc. Biol. Paris **136**, 747 (1942). — Darlington, C. D.: Recent Advances in Cytology. Sec. Edition. London 1937. — The Evolution of Genetic Systems, 2. Aufl. Cambridge Univ. Press 1946. — Fankhauser, G.: Maintenance of normal structure in heteroploid *Salamander* Larvae, through compensation of changes in cell size by adjustment of cell number and cell shape. J. of exper. Zool. **100**, 445 (1945). — Geitler, L.: Grundriß der Cytologie. Berlin 1934. — Gelei, J.: Über die Ovogenese von *Dendrocoelum lacteum*. Arch. Zellforschg **11**, 51 (1913). — Weitere Studien über die Ovogenese des *Dendrocoelum lacteum*. Arch. Zellforschg **16**, 299 (1921). — *Geschäftsberichte:* Wasserversorgung der Stadt Zürich. 1948 u. 1949. — Herter, K.: Die Vorzugstemperaturen bei Landtieren. Naturwiss. **29**, (1941). — Mattiesen, E.: Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocelen. Z. Zool. **77**, 274 (1904). — Die Embryonalentwicklung der Süßwasserdendrocelen. Zool. Anz. **27**, 81 (1904). — Muller, H. J.: Why Polyploidy is rarer in Animals than in Plants. Amer. Naturalist **59**, 346 (1925). — Pearson, K.: On the Modal Value of an Organ or Character. Biometrika (Lond.) **1** (1902). — Pennypacker, M. J.: The Chromosomes in the Maturation of the Germ Cells of two Species of Triclad Turbellarians. J. Morph. **63**, 421 (1938). — Romeis, B.: Mikroskopische Technik, 15. Aufl. München 1948. — Ruebush, T. K.: A comparative study of the Turbellarian chromosomes. Zool. Anz. **122**, 321 (1938). — Schleip, W.: Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von *Planaria gonocephala Dug.* Zool. Jb., Anat. u. Ont. Tiere **23**, 357 (1907). — Die Samenreifung bei Planarien. Zool. Jb., Anat. u. Ont. Tiere **34**, 129 (1907). — Schmassmann, W.: Die Bodenfauna hochalpiner Seen. Diss. Basel 1920. — Steinboeck, O.: Das Verhalten von *Planaria alpina Dana* in der Natur und im Laboratoriumsversuch. Memorie Istituto Italiano Idrobiologia „Dott. M. De Marchi" Bd. I. — Atti Convegno Idrobiogia e Limnologia-Milano **20**, 63 (1942). — Steinmann, P.: (In St. u. Graeter, Beiträge zur Kenntnis der Schweizerisch. Höhlenfauna.) Über eine neue blinde Planarie. Zool. Anz. **21**, 841 (1907). — Revision der Schweiz. Tricladen. Rev. suisse Zool. **19**, 175 (1911). — Die Strudelwürmer (St. u. Bresslau). Monogr. einh. Tiere **5** (1913). — Stella, E.: Phaenotypical characteristics and geographical distribution of several biotypes of *Artemia salina* L. Z. Abstammungslehre **65**, 412 (1933). — Suomalainen, E.: Parthenogenesis in Animals. Adv. Genetics **3**, 191 (1950). — Tischler, G.: Die Bedeutung der „Polyploidie" für pflanzengeographische Probleme. Forschg. u. Fortschr. **12**, 37 (1936). — Vandel, A.: Chromosome number, Polyploidy and Sex in the animal Kingdom. Proc. Zool. Soc. London, Ser. A **107**, 519 (1938). — Le rôle de la polyploidie dans le règne animal. Arch. J. Klaus-Stiftg **21**, 397 (1946). — Waddington, C. H.: An Introduction to Modern Genetics, 2. Aufl. London: Allen & Unwin1950. — Wettstein, F. von: Bastardpolyploidie als Artbildungsvorgang bei Pflanzen. Naturwiss. **20**, 981 (1932). — White, M. J. D.: Evidence for Polyploidy in Hermaphrodite Groups of Animals. Nature (Lond.) **146**, 132 (1940). — The evidence against Polyploidy in sexual-reproducing animals. Amer. Naturalist **80**, 610 (1946). — Animal Cytology and Evolution. Cambridge Univ. Press 1948. — Zwicky, K.: Vorzugstemperaturen bei *Drosophila*. Rev. suisse Zool. **56**, 316 (1949).

E. Aeppli, Zürich, Zool.-vergl. Anat. Institut der Universität.

Zeitschrift für indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 84, S. 213—250 (1952).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Freiburg i. Br.
(Direktor: Prof Dr. F. Oehlkers).

NEUE ÜBERLEGUNGEN ZUM PROBLEM DER AUSSERKARYOTISCHEN VERERBUNG.

Von

Friedrich Oehlkers*.

(Eingegangen am 21. November 1951.)

Der Nachweis, daß die von Gregor Mendel gefundenen und nach ihm benannten Gesetze über die sexuellen Nachkommen eines Bastardes ihren Vollzug durch den Chromosomenmechanismus in Konjugation und Meiosis erfahren, stellte den ersten Schritt in einer heute schon tiefgreifenden Analyse der Keimzelle als Vererbungsträger dar. Aber zugleich mit der weiterschreitenden Forschung wurde stets von neuem die Frage gestellt, ob und wieweit die übrigen Zellbestandteile am Vererbungsvorgang, an Übertragung und Entfaltung der Merkmale eines neuen Organismus beteiligt sind. Bei der Zuordnung der Mendelschen Gesetze zum Formwechsel des Kerns mußte nun erwartet werden, daß eine solche außerhalb der Zellkerne fundierte Vererbung andere Gesetzmäßigkeiten erkennen lassen werde als die Mendelsche. Es ist also die Frage nach der außerkaryotischen Vererbung zugleich die nach einer *nichtmendelnden Vererbung*. Diese Bezeichnung umfaßt in der Definition von Correns in seiner nachgelassenen, ebenso betitelten Schrift von 1937 die Vererbung durch Zytoplasma und Plastiden bei Objekten mit kernhaltigen Zellen in sexueller Fortpflanzung. Heute indessen ist deutlich geworden, daß diese Abgrenzung nicht mehr ausreicht: eine „nicht-mendelnde Vererbung" besteht auch unter Einhaltung eines mitotischen Formwechsels der Zellkerne bei vegetativer Fortpflanzung. Sie besteht ferner bei allen kernlosen Lebewesen; die Arbeiten des letzten Dezenniums haben eine Phagen- und Bakteriengenetik neu entwickelt und hier Vererbungsvorgänge mit ganz bestimmten, aber ebenfalls nichtmendelschen Gesetzmäßigkeiten kennen gelehrt. Da aber alle diese verschiedenen, unter die nichtmendelnde Vererbung fallenden Phänomene in ihrer Gesetzlichkeit nichts miteinander gemeinsam haben, so ist es notwendig, die einzelnen Gebiete neu zu umgrenzen. Im folgenden sei eine schematisierende Übersicht gegeben, die sich bei uns bereits bewährte; sie zeigt zugleich den Ort der Probleme an, von denen einige in unserem Aufsatz dargestellt werden sollen.

Wir müssen *eine karyotische, eine außerkaryotische und eine akaryotische* Vererbung voneinander unterscheiden. Die karyotische Vererbung ist wiederum in zwei Gebiete zu gliedern, in die *meiotisch-konjugative Vererbung* und in die *mitotische Vererbung*. Unter der Bezeichnung einer meiotisch-konjugativen Vererbung soll alles zusammengefaßt werden, was man sonst auch die „mendelnde Vererbung" nannte. Die mitotische vollzieht sich bei vegetativer Fortpflanzung; ihre Bedeutung ist ganz besonders bei den Pflanzen so umfassend, daß sie in einem System der Genetik nicht wohl übergangen werden darf. Die *außerkaryotische Vererbung* umfaßt bei Organismen mit kernhaltigen Zellen die Übertragung von Anlagen durch das Plasma und die Plastiden. Die *akaryotische Vererbung* endlich umgreift die Genetik bei Bakterien und Phagen, die kernlose

* Hans Fitting zum 75. Geburtstag gewidmet.

Organismen mindestens in dem Sinne sind, als wir Kerne bei den höheren Lebewesen kennen.

FRITZ V. WETTSTEIN war einer der ersten, der auf seinen Moos-Experimenten fußend plasmatische Vererbung experimentell nachwies und in Anschluß daran mit Leidenschaft und zugleich kritischer Schärfe nicht nur seine eigenen Versuche weitertrieb, sondern auch mehrfach die Neuerscheinungen auf diesem Gebiet überschauend zusammenfaßte oder theoretische Erwägungen veröffentlichte. In der Aufklärung nämlich des Zusammenspiels zwischen Genom und Plasmon sah er einen Zugang zu der entwicklungsphysiologischen Frage nach der Entfaltung der Erbanlagen, dem zweiten, ungleich weniger bearbeiteten Teil der Erblichkeitsforschung. Der letzte dieser theoretischen Aufsätze v. WETTSTEINS erschien 1937 und im gleichen Jahre auch von seiner Hand redigiert die oben schon erwähnte nachgelassene Schrift von CORRENS. Seither hat sich die Situation insofern weitgehend geändert, als die Forschung über außerkaryotische Vererbung nicht allein auf Deutschland und auf die Botanik beschränkt bleibt. Die Befunde von L'HÉRITIER an *Drosophila* und vor allem von SONNEBORN an *Paramaecium* haben für das Phänomen ein weitaus intensiveres allgemeines Interesse erweckt, als das jemals v. WETTSTEIN oder GOLDSCHMIDT mit ihren doch so viel umfassenderen Versuchsreihen geglückt ist. So finden sich heute vielfach Bestrebungen, dieses Forschungsgebiet in Einzelmonographien oder Sammelreferaten übersichtlich zu erläutern. Eine besonders klare und zugleich knappe Darstellung unter Berücksichtigung der wesentlichen neueren Literatur ist diejenige von CASPARI 1948. Es ist also das Gesamtgebiet leichter zugänglich geworden, besonders seit CORRENS 1937 mit der bei ihm gewohnten Akribie auch die ältere Literatur bis 1835 zurück in seine Betrachtungen einbezogen hat. In der hier folgenden Schrift sollen dementsprechend nur einzelne Probleme herausgehoben werden. Entweder solche, die neuerdings besondere Förderung erfuhren oder solche, die nach der Meinung des Verfassers bisher nicht genügend oder nicht in der richtigen Weise berücksichtigt wurden. Danach bestimmt sich die Auswahl aus der Literatur, wobei auch einige zurückliegende Arbeiten neu wieder aufgegriffen werden sollen. Einige kurze methodische Bemerkungen seien vorhergeschickt.

Die experimentelle Grundlage des Nachweises außerhalb des Kernes liegender genetischer Elemente besteht einmal in dem *Vergleich reziproker Kreuzungsserien*. Man kann annehmen, daß bei allen Organismen mit fortgeschrittener sexueller Differenzierung allein durch den weiblichen Gameten eine vollständige Zelle mit Kern, Plasma und bei den grünen Pflanzen auch Plastiden auf die Nachkommen übertragen wird, durch den männlichen dagegen nahezu ausschließlich der Kern. Dabei muß freilich als Voraussetzung stets geprüft werden, ob die an solchen Kreuzungen beteiligten Ausgangsformen durch ihre männlichen und weiblichen Gameten auch wirklich völlig genomgleiche Kerne übertragen; denn die Gattung *Oenothera* hat sattsam gelehrt, daß eine Verschränkung von Letalphänomenen in so eigentümlicher Weise möglich ist, daß auch die beiden Gameten zwittriger Pflanzen verschiedene Genomanteile enthalten können. Sind also bei sicherer Genomgleichheit der Gameten die Kreuzungen von dem Typ A♀ × B♂ und B♀ × A♂ dennoch ungleich, dann ist man genötigt anzunehmen, daß außerkaryotische genetische Elemente dafür verantwortlich sind. Das können bei den Pflanzen zwei verschiedene sein, zytoplasmatische Elemente, durch v. WETTSTEIN als *Plasmon* benannt, und in den Plastiden liegende Elemente, durch RENNER als *Plastidom* oder *Plastom* gekennzeichnet. Anfänglich war man in der Bestimmung, ob eine nachgewiesene außerkaryotische Vererbung plasmonischen oder plastidomatischen Ursprungs sei, reichlich sorglos: sofern sich solche Effekte an den Plastiden selbst feststellen ließen, schloß man auf eine Bedingtheit durch das Plastidom, während man den außerkaryotischen

Einfluß auf alle anderen Merkmale dem Plasmon zuordnete. Nachdem freilich SCHWEMMLE 1938 und 1941 mit seinen Mitarbeitern in ungemein sorgsamen Experimenten an *Oenothera Berteriana* und *odorata* hat nachweisen können, daß die Plastiden auch andere, außerhalb ihrer selbst liegende Merkmale mitbestimmen können, ist man vorsichtiger geworden und darf sich der Einsicht nicht verschließen, daß — zum mindesten bei den Blütenpflanzen — die Bezeichnung „Plasmon" für einen außerkaryotischen Effekt höchst summarisch ist und, wenn nicht wie in SCHWEMMLES Experimenten genau bestimmt, auch das Plastidom mit umfassen kann. Da es jedoch zu dieser Bestimmung, wie ebenfalls aus SCHWEMMLES Befunden hervorgeht, ganz besonders glücklicher Umstände bedarf, die nicht überall gegeben sind, so ist in den meisten Fällen auch nur die Möglichkeit für die summarische Kennzeichnung gegeben.

Das gilt ebenso wie für den Vergleich reziproker Kreuzungen für die zweite ebenfalls häufig angewandte Methode einer ständigen Rückkreuzung eines Bastardes mit dem väterlichen Elter. Durch Kreuzungsabfolgen von dem Typus $(A♀ \times B♂) \times B \times B \times B \ldots \times B$ läßt sich nach einer größeren Anzahl von Generationen das Genom von B im Plasmon von A anordnen und der Vergleich dieser Form mit dem ursprünglich väterlichen Typ kann ebenfalls eine außerkaryotische Wirkung verdeutlichen. Solche Differenzen, die eingreifend genug sind, um sich genau anzuzeigen, fanden sich anfänglich nur bei Art- oder gar Gattungsbastarden. Bei solchen ereignet es sich aber oft genug, daß eine Bastardierung nur in einer Richtung möglich ist, oder daß Sterilität auftritt. Falls letztere sich, wie ebenfalls häufig, nur auf das männliche Geschlecht des Bastards bezieht, läßt sich in diesen Fällen mit der Methode der Rückkreuzung mit dem väterlichen Elter auch dann etwas erreichen, wenn der direkte Vergleich reziproker Bastarde oder deren Nachkommenschaften unmöglich ist.

1. Die Konstanz des Plasmons.

Eines der meist erörterten unter den hier liegenden Problemen ist, um mit v. WETTSTEIN zu reden, die Frage nach der *Konstanz des Plasmons*. Wir wollen zeigen, wieweit es gelang, mit Hilfe neuerer Arbeiten die Fragestellung aus der Sackgasse zu führen, in die sie zwangsläufig geraten war. Um das zu können, sei die Ausgangsposition kurz skizziert.

Die Tatsache, daß sich artifiziell bei einzelligen Organismen durch Giftwirkung erzeugte Dauermodifikationen als plasmatische Veränderungen mit langsamem, oftmals erst nach vielen Zellgenerationen erfolgendem Abklingen haben feststellen lassen, ferner daß Fälle bekannt wurden, in denen mindestens über eine Generation hinweg Kerneinflüsse im Plasma festgehalten werden, hat immer wieder dazu geführt, jegliche Plasmawirkung als „Dauermodifikation" zu deuten und damit eine prinzipielle Differenz gegenüber dem karyotisch bedingten Erbgeschehen zu konstruieren. Ja, man hat es schließlich als zweifelhaft hingestellt, ob es Sinn habe, hier überhaupt dem Begriff der Vererbung stattzugeben. v. WETTSTEIN hat sich immer wieder gegen dieses übersteigerte Festhalten am Kernmonopol der Vererbung gewandt. So hat er zuletzt 1937 darauf hingewiesen, daß seine eigenen Moos-Kreuzungsabkömmlinge nun über eine ganz beträchtliche Anzahl von Generationen in ihren plasmonisch bedingten Eigenschaften konstant geblieben seien, und er deutet auch die *Epilobium*-Versuche von MICHAELIS ebenso, obwohl dieser selbst skeptischer ist und dem Plasma mindestens eine veränderliche, dauermodifikatorische Komponente zuschreiben möchte. Die Schwierigkeit bei der Bewertung von These und Antithese liegt darin, daß die Verfechter des Kernmonopols stets behaupten können: Die Anzahl der Generationen sei noch nicht groß genug, um das Plasma dem neu eingeführten Kern anzugleichen; man züchte noch 10 oder 20 Generationen weiter, und die Natur des Plasmons als Dauermodifikation werde sich erweisen. Obwohl wir durchaus der Meinung v. WETTSTEINS zustimmen, daß diese Argumentation abwegig ist — ist es doch nie

jemandem in den Sinn gekommen, einen einzelnen Versuch mit karyotischen Erbfaktoren erst dann als beweisend anzusehen, wenn sich die Konstanz eines Gens über mehr als 20 Generationen hinweg erwiesen hat, wie das bei den Plasmonversuchen (MICHAELIS 1948) zutrifft — so ist es doch wünschenswert, wenn man von dem bisherigen experimentellen Verfahren loskommt und unabhängig von der Anzahl der Rückkreuzungsgenerationen an einem exakten Beispiel zeigen kann, daß ein konstant wirkendes und von kerngebundenen Einflüssen unabhängiges Plasmon vorhanden sein muß. Dafür lassen sich in der Tat Versuche an der südafrikanischen *Gesneriaceen*-Gattung *Streptocarpus* verwenden.

Die nicht eben zahlreichen Arten der Gattung *Streptocarpus* zeichnen sich durch morphologische Seltsamkeiten aus, die den Anlaß zu genetischen Versuchen gegeben hatten (vgl. OEHLKERS 1938). Es gibt drei Gruppen von Wuchsformen unter ihnen. Die cauleszenten Arten besitzen ein normales Sproßsystem, die rosulaten besitzen lediglich eine Rosette von Blättern am Boden, und in den Achseln der einzelnen Blätter stehen die hier meist armblütigen oder gar nur einblütigen Infloreszenzen. Die Blüten vom verwachsenblättrigen *Tubiflorentyp* sind je nach den Arten mehr oder weniger dorsiventral. Sie sind stets zwittrig, vom Androezeum sind nur die beiden ventralen Staubblätter ausgebildet und fertil, die drei dorsalen finden sich als fadenförmige Staminodien. Der Fruchtknoten mit einer Unzahl von Samenanlagen ist zweiblättrig. Endlich die unifoliaten Formen besitzen allein ein einziges Blatt, das bei einigen meterlang werden kann, aus einem der beiden Kotyledonen durch eine basale Wachstumszone heranwächst und in dessen Achsel die hier meist sehr reichblütigen Infloreszenzen in serialer Anordnung stehen. Nur die rosulaten und unifoliaten Arten lassen sich miteinander kreuzen und sind durchaus fertil, die cauleszenten hingegen haben eine abweichende Chromosomenzahl und ergeben mit den beiden anderen Gruppen keine Bastarde. Diese besonderen Eigentümlichkeiten der *Streptocarpus*-Arten haben durchaus interessante genetische Befunde in der Bearbeitung der Bastarde erkennen lassen, von einschneidender Bedeutung jedoch war das Geschlechtsverhalten, worin sich keinerlei Verschiedenheiten unter den Ausgangsformen, wohl aber unter daraus hergestellten reziproken Kreuzungen fanden, die nur auf Plasmonwirkung zurückgeführt werden konnte. Und gerade die hier gewonnenen Resultate ließen, wie zu zeigen sein wird, den oben geforderten Rückschluß auf die Konstanz eines ständigen Antagonismus Genom—Plasmon zu.

Bei den Experimenten mit zunächst sechs verschiedenen Arten der Gattung *Streptocarpus* (Sippendifferenzen nicht mitgerechnet) haben sich zwei verschiedene Plasmone zu erkennen gegeben (vgl. OEHLKERS 1938, 1940, 1941). Mit dem einen sind die Arten *Str. Rexii*, *Str. grandis*, *Str. solenanthus* und *Str. polyanthus* ausgestattet, mit dem anderen *Str. Wendlandii* und *Str. Comptonii*. Kreuzt man von den beiden Gruppen etwa *Str. Rexii* und *Str. Wendlandii*-Individuen reziprok miteinander, dann findet sich in der F_1 folgende Differenz unter den beiden Bastarden: die Blüten von *Str. Rexii* × *Wendlandii* sind anscheinend normalzwittrig, so wie beide Ausgangsformen, die Blüten der reziproken *Str. Wendlandii* × *Rexii* dagegen sind ohne Antheren, nur mit Staminodien versehen. Das scheint zunächst nichts Besonderes zu sein: auch in den *Epilobium*-Kreuzungen spielt die plasmonisch bedingte Hemmung der männlichen Fertilität eine entscheidende Rolle. Die Rückkreuzungen mit dem väterlichen Elter zeigen dann allerdings an, daß bei *Streptocarpus* nicht eine Hemmung im Spiele ist, sondern eine reziprok entgegengesetzte Verschiebung eines Gleichgewichtes. Unter der Nachkommenschaft von *Str. (Wendlandii* × *Rexii)* × *Rexii* erhält man eine Spaltung im Verhältnis von 1:1, nämlich einerseits Pflanzen mit Blüten wie die F_1 ohne Antheren, und zum andern solche mit Blüten, bei denen der ganze Staubblattkreis weiblich ausgebildet ist in vielfachen Übergängen von Staminodien, die Griffelpapillen oder einzelne Samenanlagen tragen zu solchen, bei denen aus jeder einzelnen Staubblattanlage ein reguläres Fruchtblatt heranwächst, so daß in den Blüten außer einem normalen zweiblättrigen Fruchtknoten noch 5 einzelne Fruchtblätter vorhanden sein können. In der Rückkreuzung der Reziproken mit der entsprechenden väterlichen Ausgangsform findet sich ebenfalls eine Spaltung von 1:1 nach Pflanzen, die wie die F_1 normale Zwitterblüten haben und solchen, bei denen die Blüte äußerlich zwar normal ist, deren Fruchtknoten aber nicht ansetzen und die verkümmerte Samenanlagen haben. Während also bei der Bastardnachkommenschaft mit dem *Wendlandii*-

Plasma eine Verschiebung der Blütenausbildung von der Zwittrigkeit zu gesteigert weiblicher Ausbildung zu konstatieren ist, ist bei dem reziproken eine solche zur männlichen Ausbildung zu finden, die freilich nicht ganz so stark ist wie die umgekehrte. Die übrigen oben genannten Arten verhalten sich jeweils entweder wie *Str. Rexii* oder wie *Str. Wendlandii*. Soweit die empirischen Grundlagen; nun die Deutung.

Diese *Streptocarpus*-Versuche haben drei verschiedene Deutungen erfahren. Die erste, eigene, geht von Correns' Grundgedanken aus, daß aller Zwittrigkeit wie Getrenntgeschlechtigkeit gemeinsam eine bisexuelle Potenz zugrunde liegt; sie wird von einem AG-Komplex im Genom gesteuert. Bei *Streptocarpus* muß das gegenseitige Verhältnis dieser beiden durch A und G ausgedrückten Geschlechtspotenzen in den Genomen von *Str. Rexii* und *Str. Wendlandii* verschieden sein. Im Genom von *Str. Rexii* muß A schwach sein und G stark, in dem von *Str. Wendlandii* dagegen A stark und G schwach. Diese Verschiedenheit in der Stärke der Potenzen muß durch die spezifische Konstitution des Plasmons der beiden Formen in der entgegengesetzten Richtung ausgeglichen werden, sonst könnten nicht beide Arten normale Zwitter sein. Das heißt aber: auch in den Plasmonen müssen unabhängig und dem karyotischen Einfluß entgegengesetzt sexuelle Tendenzen wirksam sein; denn nur bei einer derartigen Anordnung der genetischen Elemente in den Ausgangsformen ist, wie das Schema zeigt, der Kreuzungserfolg zu verstehen. Max Hartmann hat 1943 diese Deutung insofern korrigiert, als er aus theoretischen Gründen unter dem AG-Komplex lediglich eine bisexuelle Potenz versteht, die keinerlei Differenz in der potentiellen Stärke aufweist. Eine Differenz in der Stärke muß demnach auch bei Zwittern in ein besonderes Realisatorensystem hineinverlegt werden, das die bisexuelle Potenz des AG-Komplexes noch überlagert. Für unser Problem ändert sich damit nichts; denn auch den im Genom liegenden Realisatoren muß dieselbe Verschiedenheit zugeschrieben werden wie dem AG-Komplex in unserer Deutung, und diese muß ebenfalls durch entsprechende plasmatische Tendenzen einen Ausgleich finden. Richard Goldschmidt endlich hat 1938 eine andere Deutung vorgeschlagen; er verlegt die Tendenz für das weibliche Geschlecht allein ins Genom und die Tendenz für das männliche Geschlecht allein in das Plasma und schreibt den Geschlechtstendenzen im Plasmon und im Genom von *Str. Wendlandii* eine schwache, demjenigen von *Str. Rexii* dagegen eine kräftige Ausdrucksbereitschaft zu. Alle drei Deutungen werden den experimentellen Befunden gerecht, und es ist für unser Problem bedeutungslos, daß es sich vorläufig nicht entscheiden läßt, welche zutrifft. Alle drei stimmen nämlich darin überein, und jede weitere, die etwa noch gefunden werden könnte, müßte es ebenfalls, daß *im Plasma der Ausgangsformen, also der reinen Arten, eine genetische Konstitution vorhanden ist, ein Plasmon also, entgegengesetzt oder andersartig wirkend als das Genom; es ist damit unabhängig vom Kern.* Diese kernunabhängige Konstitution des Plasmons muß mit der Artdifferenzierung der *Streptocarpus*-Arten zustande gekommen sein; sie muß also Generationsfolgen von phylogenetischer Größenordnung überdauert haben. Sowohl v. Wettsteins Moos-Versuche als auch alle Befunde an *Epilobium* ließen bisher noch die Deutung zu, daß in den Ausgangsformen Genom und Plasmon „übereinstimmen" und erst wenn ein „fremdes" Genom in ein „fremdes" Plasmon gerät, ist eine „Differenz" zwischen beiden da. Darum immer wieder das Verlangen von seiten der Skeptiker, die Konstanz dieser „Differenz" in mühseligen und endlosen Rückkreuzungsversuchen zu erweisen. Das ist nach den Befunden an *Streptocarpus*

nicht mehr nötig, und *an der Existenz eines kernunabhängigen konstanten Plasmons kann nicht mehr gezweifelt werden.*

In einer nachgelassenen Arbeit F. v. WETTSTEINS (1946) ist im übrigen noch einmal auf die früher verwandte Methode der ständigen Rückkreuzung mit dem väterlichen Elter an einem anderen Objekt, nämlich *Linum usitatissimum*, zurückgegriffen worden, um die Frage nach der Konstanz des Plasmons erneut an einem Material zu klären, das sich experimentell leichter handhaben läßt wie die Artbastarde bei *Epilobium*. Gewisse Sippenbastarde von *Linum* ergaben dazu die Möglichkeit.

BATESON und GAIRDNER hatten 1921 konstatiert, daß bei Kreuzung zweier Sippen von *Linum*, der Sippen „*procumbent*" und „*tall*" stets dann in der F_2 eine Spaltung von 3:1 nach normal fertilen und pollensterilen Typen vorkommt, wenn die Sippe *procumbent* Mutter ist. Dieser Befund ist später durch FR. v. WETTSTEIN (1924) und CHITTENDEN und PELLEW (1927) als Zusammenwirken des Plasmas mit einem Genpaar Mm aus den beiden Sippen interpretiert worden. Es wird angenommen, daß die Gene für die Fertilität der Antheren bzw. des Pollens von Bedeutung sind. Bei der Genomkonstitution MM ist nun in beiden Plasmen Fertilität gegeben, bei der Konstitution mm dagegen nur im Plasma der Sippe *tall*; ist das Plasma der Sippe *procumbent* vorhanden, so erfolgt nach dieser Auffassung eine Hemmung in der Entfaltung der Gene und damit tritt Sterilität ein. Seit 1934 experimentierte v. WETTSTEIN auch mit den beiden Lein-Sippen und hat nach voller Bestätigung der Befunde der englischen Autoren unter ganz besonderen Kautelen eine Reihe von Rückkreuzungsgenerationen hergestellt. Die beiden Lein-Sippen „*procumbent*" und „*tall*" sind als Ausgangsformen beide übereinstimmend normal zwittrig; sie unterscheiden sich im übrigen in einer ganzen Reihe von Merkmalen. Die erste hat ein niederliegendes, mit vielen nahezu gleich langen Seitenzweigen versehenes Sproßsystem, hat große Blüten und eine flache Ausbreitung der Krone. Die Sippe *tall* dagegen hat einen aufrechten Hauptsproß mit wenigen kleinen Seitensprossen und eine kleine Blüte mit trichterförmiger Öffnung der Krone. v. WETTSTEIN hat nun die Sippe *procumbent* ♀ mit *tall* ♂ gekreuzt und diesen Bastard sowie die folgenden Generationen stets mit *tall* ♂ zurückgekreuzt. Dabei wurde auf das strengste darauf geachtet, nur die *tall*-ähnlichsten Formen zur Rückkreuzung zu verwenden. Da es sich hier um Sippenbastarde mit nicht allzu umfangreicher Heterozygotie handelt, so ist praktisch schon nach wenigen Generationen eine genom-homozygote Sippe *tall* mit ständig beibehaltener Pollensterilität im Plasmon von *procumbent* entstanden. Stets wurde im Weiterschreiten der Generationen durch genaue statistisch geprüfte Messungen die Angleichung des Rückkreuzungsproduktes an die Sippe *tall* verfolgt. In der 8. Rückkreuzungsgeneration verwendete v. WETTSTEIN zur endgültigen Herbeiführung vollkommener Homozygotie noch einen interessanten Kunstgriff. Nach KAPPERT (1933) kann man durch Aufzucht von Zwillingssamen bei *Linum* leicht Haploide erhalten. Das geschah mit den obengenannten Pflanzen. Dabei konnte zunächst konstatiert werden, daß sich die einzelnen Haplonten untereinander nicht unterscheiden, ein Befund, der schon auf die Homozygotie der Ausgangsgeneration hinweist. Die Haplonten wurden dann durch Colchizinbehandlung wieder diploid gemacht und so völlig homozygotische Typen erzeugt. Ohne irgendwelche Veränderung geht nun die Sterilitätserscheinung durch alle Generationen hindurch. In der 8. wird noch einmal durch eine Kreuzung mit *procumbent* Heterozygotie und damit sogleich wieder volle Fertilität erzeugt. Eine F_3 davon unterscheidet sich insbesondere auch was die Spaltungszahlen anlangt in nichts von der ursprünglichen Kreuzung *procumbent* × *tall*.

Es ist auch neben den *Streptocarpus*-Kreuzungen noch von besonderer Bedeutung für das Konstanzproblem, daß wir dieses experimentell mit äußerster Sorgfalt durchgeführte Beispiel besitzen, gerade im Hinblick darauf, daß die *Epilobium*-Studien, wie die lebhafte darüber geführte Diskussion gezeigt hat, nie zu einem völlig befriedigenden Resultat geführt hatten. In den *Linum*-Versuchen v. WETTSTEINS hat sich das Plasmon unter dem Einfluß der sippenfremden Genome in keiner Weise geändert.

Als letzten Beweis für die Selbständigkeit und Konstanz des Plasmons sei das von SCHWEMMLE entdeckte und in diesem Zusammenhang bisher noch nicht betrachtete „Gewöhnungsphänomen" angeführt. Wir geben zunächst die wichtigsten empirischen Daten.

SCHWEMMLE (1938) hat mit den sog. *Euoenotheren*, den Arten der Sektion *Raimannia* in der Gattung *Oenothera* gearbeitet und besonders vielfältige Kreuzungen mit den beiden Arten *Oe. odorata* und *Oe. Berteriana* gemacht. Diese Formen sind in ganz ähnlicher Weise wie diejenigen der *biennis*-Gruppe Komplexheterozygoten im Sinne RENNERS auf der Basis eines Systems von translozierten Chromosomen. Da beide Ausgangstypen ebenso wie die aus ihnen durch Kreuzung neu hergestellten Komplexkombinationen in ihrer Chromosomenfiguration hochgeschlossene Ketten besitzen, so kann in ihren Nachkommenschaften keine normale Spaltung, sondern allenfalls nur eine solche durch crossing-over erfolgen. Das ist auch für die hier behandelten Fragen von einiger Bedeutung. Es läßt sich nämlich bei dieser Konstitution eine bestimmte durch Kreuzung aus diesen beiden Formen hergestellte Komplexkombination durch Selbstbestäubung ohne sichtbare Spaltung stets wieder reproduzieren.

SCHWEMMLE hat nun die Komplexkombination *lv* (*l* aus der *Oe. Berteriana* und *v* aus der *Oe. odorata*) im Plasma der *Oe. Berteriana* angeordnet. Diese Komplexkombination wurde weiterhin in dem gleichen Plasma auf dem Wege der Selbstbestäubung durch eine Reihe von Generationen konstant erhalten, und dabei ließ sich eine phänotypische Veränderung feststellen: es trat eine sukzessive Verkürzung der Hypanthien ein. Um einen Test dafür zu haben, ob und wie diese Veränderung genetisch bedingt ist, hat SCHWEMMLE verschieden alte Generationsfolgen dieser Kombination auf ein und dieselbe *Oe. odorata* als Mutter wieder rückgekreuzt und also mit der Komplexzusammenstellung *I v* die *Oe. odorata* wiederhergestellt. Die Nachkommen dieser Kreuzungen zeigen miteinander verglichen in Abhängigkeit vom Generationsalter im *Berteriana*-Plasma ebenfalls die Hypanthienverkürzung an. Damit ist bewiesen, daß die Veränderung dem Genom zugehörig ist und durch dieses übertragen wird.

SCHWEMMLE hat sodann den Versuch noch einmal variiert. Er hat die *lv*-Verbindung im *Berteriana*-Plasma noch einmal mit der *Oe. odorata* rückgekreuzt und dann auch die *vI*-Kombination im *Berteriana*-Plasma erhalten, d. h. also er hat die *Oe. odorata* wiederhergestellt, jedoch im *Berteriana*-Plasma. Diese Kombination hat er so durch 7—8 Generationen weitergeführt und erhielt dabei die gleiche sukzessive Hypanthienverkürzung wie bei dem vorhergehenden Versuch. Und auch diese konnte er durch den Pollen wieder übertragen.

Es ist von Interesse, daß SCHWEMMLE dieses Gewöhnungsphänomen noch aus einem zweiten Versuch nachweisen konnte. Die Komplexkombinationen *BI* und *lv* sind im *odorata*-Plasma und mit *odorata*-Plastiden anfänglich schwächlich und bleichgrün. In den folgenden Generationen erstarken sie schrittweise und werden schließlich normal-grün, obwohl sich nachweisen läßt, daß sie noch *odorata*-Plastiden haben. Wenn SCHWEMMLE nun diese Komplexe von neuem durch den Pollen in das *odorata*-Plasma mit unveränderten *odorata*-Plastiden bringt, dann zeigt sich, daß die „Erholung" anhält. Man hat es also hier mit dem bereits von RENNER an der *Oe. Lamarckiana-Hookeri*-Kreuzung in der *biennis*-Gruppe der *Oenotheren* nachgewiesenen Phänomenen zu tun, wonach die Ergrünungsfähigkeit der Plastiden von deren Konstitution, also vom Plastidom, aber in Zusammenarbeit mit einem bestimmten Genom, abhängig ist. In dem von RENNER konstatierten Fall findet indessen keine „Gewöhnung" statt, es bleibt vielmehr plastidomatische und genomatische Konstitution über zahlreiche Generationsreihen konstant.

Beide Versuchsreihen SCHWEMMLEs sind nur dann zu verstehen, wenn man eine Veränderung im Genom annimmt. In der ersten hat er durch die Anordnung der *odorata* im *Berteriana*-Plasma auch noch den möglichen Einwand ausgeschaltet, daß ein crossing-over in den Genomen die Ursache der Veränderung sei. Es müßte hier ein crossing-over sein, das auch in der normalen *Oe. odorata* vor sich geht, und dort ist keines bekannt, das die beobachtete Wirkung auf die Hypanthienlänge hätte.

Es besteht also kein Zweifel, daß in SCHWEMMLES Versuchen das Genom durch den Einfluß des Plasmons verändert wurde, *und damit kennzeichnet sich hier auch noch in anderer Weise als sonst eine so besondere Stabilität und Aktivität des Plasmons*, angesichts derer die vielfachen früheren Einwände dagegen nunmehr absurd werden würden. Wir können also diesen Abschnitt dahin zusammenfassen, *daß die genetische Konstanz und Selbständigkeit des Plasmons als klar bewiesen zu gelten hat.*

Diese Auffassung soll nun keineswegs bedeuten, daß das Phänomen der genisch abhängigen oder induzierten Dauermodifikation geleugnet wird. Selbstverständlich ist es vorhanden und vielfach aufgewiesen. Wir beabsichtigen nicht, die Versuche, die sich damit beschäftigen, hier zu wiederholen; sie sind oftmals dargestellt. Wir glauben aber keineswegs, daß es notwendig ist, die gesamte außerkaryotische Vererbung unter diesem Gesichtspunkt zu interpretieren, weil sich nicht immer eine scharfe Trennung zwischen stabilen plasmonischen Elementen und dauermodifikatorisch induzierten durchführen läßt. Das aber gerade veranlaßt KNAPP in seiner theoretischen Abhandlung von 1938 wohl im wesentlichen, die außerkaryotische Vererbung von dem Begriff der Vererbung überhaupt auszuschließen. Ein weiterer Grund kommt noch hinzu, die Tatsache nämlich, daß es selbst bei unbezweifelbarer Selbstreproduktion der plasmonischen Elemente meistens keinen fest bestimmten Verteilungsmodus von einer Zelle auf die andere dafür gibt. Mir scheinen diese beiden Erfordernisse, die KNAPP zu seiner Haltung veranlassen, einigermaßen willkürlich ausgewählt zu sein. Für uns ist das Entscheidende die Tatsache der selbstreproduktiven Konstanz der plasmonischen Elemente, um sie mit Recht als Träger der Phänomene einzubeziehen, die man als Vererbung bezeichnet. Die Schwierigkeiten, die KNAPP sieht, sind unserer Meinung nach als definitorische anzusehen und dürften wohl angesichts des Umfanges, den die Phänomene der außerkaryotischen Vererbung heute angenommen haben, nicht so sehr bedeutungsvoll sein.

2. Genom und Plasmon in ihrer Zusammenarbeit.

Schon im vorhergehenden Abschnitt ist erwiesen, daß eine Zusammenarbeit zwischen Genom und Plasmon besteht. Es bleibt nun zu erörtern, welcher Art diese Zusammenarbeit ist. Darüber sind bisher eine Reihe verschiedener Vorstellungen entwickelt und vertreten worden.

a) Das Prinzip der Goneoklinie. In einem Vortrag von 1924 hat WINKLER eine Meinung verfochten, die ganz offenbar stark unter dem Einfluß der anfänglichen mendelistischen Analyse in der Genetik steht. Er hält es angesichts der entwicklungsgeschichtlichen Belanglosigkeit der meisten bis damals bekannten karyotisch gebundenen Erbfaktoren für möglich, daß im Zytoplasma sozusagen die „Grundstockgene" einer Art oder Gattung vorhanden seien. Diese Auffassung setzt die Möglichkeit voraus, daß das „Plasmon" entweder als Ganzes ein abgesondertes genetisches Element darstellt oder daß es in dieser Eigenschaft ebenso wie die karyotisch gebundenen Erbeinheiten in isolierbare Einzeldeterminatoren aufgespalten werden kann, in deren Bereich und Wirkungssphäre sich der Einfluß des karyotischen Gengefüges einschiebt, oder umgekehrt. Die Zusammenarbeit von Genom und Plasmon würde also danach in einem Nebeneinander der beiden genetischen Elemente bestehen, ohne einen gegenseitigen Einfluß.

Dieser Auffassung entspricht es durchaus, daß man damals noch Verschiedenheiten reziproker Bastarde stets als „Goneoklinie" bezeichnete; und in der Tat läßt sich das Vorhandensein der „Metroklinie" leicht durch plasmatische Vererbung in dem eben angegebenen Sinn verständlich machen, während die freilich auch sehr viel seltenere „Patroklinie", das Vorwiegen väterlicher Eigenschaften, meist schwer interpretierbar blieb. Wenn sich aus dem Zytoplasma „mütterlich-plasmatische Gene" in das gleichartige Gefüge der beiden Genome sozusagen hineinschieben, dann muß jeweils dort, wo die Plasmone verschieden sind, „Metroklinie", das Auftreten rein mütterlicher Eigenschaften erkennbar sein. Zugleich aber darf auch nichts anderes gefunden werden außer den Merkmalen der Eltern, „neue" Eigenschaften werden so nicht verständlich.

Auch in jüngster Zeit sind Fälle plasmatischer Vererbung beschrieben, bei denen schlechterdings keine Beteiligung eines karyotisch gebundenen Erbfaktors nachweisbar ist. Es ist nun die Frage, ob daraus auch schon folgen muß, daß in Wirklichkeit auch kein genomatischer Anteil an der Ausgestaltung des zugehörigen Merkmals beteiligt sein kann. Wir wollen, um diese Frage beantworten zu können, zunächst die beiden fraglichen Fälle in ihren empirischen Befunden darstellen.

Rhoades (1933) bekam bei Belegung einer pollensterilen Mais-Rasse mit dem Pollen anderer nichtsteriler Pflanzen Nachkommenschaften, die im wesentlichen ebenfalls steril waren. Jedenfalls wurde auch in weiteren Generationen keinerlei Spaltung gefunden. Und aus der Tatsache, daß bei Ersatz aller 10 Chromosomen (mit höchster zytologischer Sorgfalt wurden markierte Chromosomen gewählt) aus nichtsterilen Sippen dennoch stets Pollensterilität auftritt, glaubt er schließen zu können, daß allein das Plasma und kein Gen an der Ausgestaltung des Merkmals beteiligt ist. Das Merkmal der Pollensterilität ist in diesem Fall bei Mais im übrigen (wie so häufig bei plasmatischer Vererbung!) recht variabel, so daß auch Pflanzen mit teilweise funktionsfähigen Pollen gefunden wurden. Diese geben als Mütter stets wieder sterile Nachkommenschaft, als Väter jedoch nicht. Das Merkmal wird also nicht durch den Pollen übertragbar.

Der zweite besonders interessante Fall ist der von L'Héritier und Teissier (1937, 1938 a und b) beschriebene einer CO_2-sensitiven *Drosophila*. Es besteht hier eine klare reziproke Verschiedenheit: alle Kreuzungen sensitiv × resistent sind stets nur sensitiv und auch ihre Nachkommen in allen weiteren Rückkreuzungen mit resistenten Vätern erweisen sich immer als sensitiv. Umgekehrt, die Kreuzungen resistent × sensitiv ergeben jeweils resistente *und* sensitive Tiere in variabler Anzahl[1]. Die sensitiven F_1-Weibchen übertragen diese Eigenschaft meist weiter, die sensitiven F_1-Männchen nicht. Das sieht also nach plasmatischer Vererbung aus mit gelegentlicher Übertragung von Plasma durch das Spermatozoid.

Um diese Verhältnisse näher zu analysieren, haben die Autoren die sensitiven mit Männchen gekreuzt, die markierte Autosomen besaßen, die daraus entstandenen sensitiven Männchen mit den markierten Chromosomen wurden nun wiederum mit resistenten Weibchen gekreuzt, was eine teilweise sensitive Nachkommenschaft ergab. Die darunter befindlichen markierten sensitiven Männchen haben keinerlei Chromosom mehr von dem ursprünglich in die Kreuzung eingegangenen sensitiven Weibchen, und da das crossing over im *Drosophila*-Männchen ausbleibt, auch keine Chromosomensegmente. Durch einen weiteren Kunstgriff wurden auch noch sensitive Weibchen hergestellt, die ebenfalls lediglich Chromosomen resistenter Rassen und keinerlei Chromosom der ursprünglichen sensitiven enthielten.

Diese beiden Fälle bei Mais und bei *Drosophila* stellen vorbildlich durchgeführte Beweise für die Vererbungsweise der Plasmone, der außerkaryotischen Erbelemente, dar. Würde man aber aus allen diesen Experimenten den Schluß ziehen: *das Merkmal:* die Pollensterilität bei Mais bzw. die CO_2-Sensibilität bei

[1] Die verschiedenen Merkwürdigkeiten der hier gegebenen Vererbungsweise sollen nicht näher diskutiert werden. Der Botaniker konstatiert nur mit Verwunderung, daß ein erheblicher Betrag von Zytoplasma mit einem Spermatozoid bei *Drosophila* übertragen werden kann; offenbar mehr als durch den Pollenschlauch der Blütenpflanzen. Aber warum nicht auch resistentes Plasma? — Hoffentlich werden, nun das Eis gebrochen ist, noch recht, recht viele Fälle plasmatischer Vererbung bei *Drosophila* aufgedeckt!

Drosophila werde allein durch das Plasmon zuwege gebracht, dann macht man meines Erachtens einen Fehler. CASPARI (1948) wendet auf diese Versuche den Satz an (S. 20): "The cases[1] described above seem to demonstrate, that transmission of certain characters outside the chromosomes occurs." Danach hält er das eben Gesagte zum mindesten für möglich. Warum ich es indessen nicht für möglich halte, kann ich nur an Hand eines Beispiels klarstellen, das eine typische Zusammenarbeit zwischen Genom und Plasmon zum Gegenstand hat. Ich verwende dazu den Fall einer meiner *Streptocarpus*-Kreuzungen, einmal, weil er besonders klar und anschaulich ist, und zum andern, weil er, mindestens in seiner Anlage, auf das vorliegende Problem ausgerichtet war.

Der Bastard *Streptocarpus Rexii* × *Wendlandii* ist, wie im vorigen Abschnitt schon gesagt, in beiden Geschlechtern fertil; man kann also davon eine Selbstbestäubung aufziehen und auch alle vier Rückkreuzungen mit den beiden Eltern machen. In diesen Nachkommenschaften erhält man überaus reiche Spaltungen nach verschiedenen Merkmalen, keinerlei jedoch nach der Blütenform. Das ist zu erwarten; denn die Eltern unterscheiden sich darin in keiner Weise, sondern beide besitzen normale sympetale Blüten. Der reziproke Bastard *Str. Wendlandii* × *Rexii* besitzt keine Antheren, ist also rein weiblich; man kann demnach im Plasma von *Str. Wendlandii* die einer Selbstbestäubung gleichende Nachkommenschaft nur durch die Geschwisterkreuzung *Str. (Wendlandii* × *Rexii)* × *(Rexii* × *Wendlandii)* gewinnen, und von den Rückkreuzungen sind nur die mit den Eltern als Vätern herstellbar. Die Spaltungen in diesen Nachkommenschaften gleichen in vieler Hinsicht den reziproken; in einem weichen sie auffällig ab: es findet sich eine einwandfreie Mendelspaltung nach der Blütenform, und zwar in der Geschwisterkreuzung wie 3:1 und in der Rückkreuzung mit *Str. Rexii* wie 1:1. Als rezessives Merkmal finden sich Pflanzen mit geschlitzten Blüten. Die Ausprägung ist sehr variabel; nur in einzelnen Fällen kommt es zu völliger Choripetalie. In der Rückkreuzung mit *Str. Wendlandii* ♂ ist diese Spaltung nicht vorhanden.

Das Ergebnis kann folgendermaßen verstanden werden. Die Spaltung beruht auf dem Vorhandensein eines rezessiven Gens für die Blütenschlitzung: *schiz*. Das Gen sei im Genom von *Str. Rexii* homozygotisch vorhanden, kann aber in dieser Form nicht manifest werden, weil es dazu einer besonderen Konstitution im Plasmon bedarf, die *Str. Rexii* nicht besitzt. So wird es weder in *Str. Rexii* selbst noch in einer Kreuzung mit dem Plasmon von *Rexii* zutage kommen können. *Str. Wendlandii* besitzt im Genom homozygotisch das dominante Allel $^{+}$*schiz* für allseitig verwachsenkronblättrige Blüten. Das Plasmon von *Wendlandii* besitzt aber die Konstitution, die notwendig ist, um *schiz* homozygotisch zur Wirkung zu bringen. Das Merkmal der Blütenschlitzung fehlt also in der F_1 auch im *Wendlandii*-Plasmon, weil $^{+}$*schiz* von *Wendlandii* dominiert und ebenso in den Rückkreuzungen mit *Str. Wendlandii* ♂. Es tritt überall dort in den Nachkommenschaften mit dem Plasmon von *Str. Wendlandii* auf, in welchen sich die Spaltung von $^{+}$*schiz* und *schiz* vollzieht, und allein die Pflanzen von der Konstitution *schiz schiz* zeigen dort das Merkmal.

Hier haben wir also ein typisches Beispiel für die spezifische Zusammenarbeit eines genau aufweisbaren karyotischen Erbfaktors mit einem bestimmten Plasmon. Die reziproke Verschiedenheit freilich der beiden Kreuzungsserien drückt sich durch die gegebenen Dominanzverhältnisse erst in der F_2 aus. Dieses Merkmal der Blütenschlitzung ist nicht auf die der Eltern zurückführbar, es stellt „etwas Neues" dar, von Goneoklinie ist keine Rede. In einer der beiden beteiligten Formen ist der Erbfaktor im Genom homozygotisch vorhanden, aber ohne das Plasmon, das seine Manifestation erlaubt. In der anderen befindet sich wohl das Plasmon, nicht aber der Erbfaktor, welcher das Manifestwerden des Merkmals der Schlitzblütigkeit veranlassen könnte.

[1] Bei CASPARI werden in diesem Zusammenhang auch noch die Experimente von CORRENS mit *Cirsium* genannt. Warum ich diese ebensowenig als beweiskräftig für WINKLERS Hypothese ansehe, werde ich in einem späteren Abschnitt nachweisen.

Man kann nun leicht aus dem gegenseitigen Verhältnis dieser beiden Formen theoretisch einen Fall von Metroklinie konstruieren. Im Sommer 1944 fand sich unter meinen Aufzuchten von *Str. Wendlandii* eine, in der schlitzblütige Pflanzen auftraten. Die Ausgangspflanze dürfte durch eine Genmutation heterozygotisch gewesen sein, und dem Zahlenverhältnis nach waren die von mir beobachteten Pflanzen in diesem Merkmal Homozygoten. Leider wurden im Herbst des gleichen Jahres unsere Gewächshäuser mit allen Pflanzen durch Bomben zerstört und die Wiederherstellung der Häuser erfolgte so spät (erst 1950), daß alle Samen, die ich noch besaß, ihre Keimfähigkeit verloren hatten; ich mußte also mit neuen Kulturen völlig von vorne anfangen. Angenommen nun, die eben abgeleitete Voraussetzung bezüglich der schlitzblütigen *Wendlandii*-Pflanzen wäre richtig gewesen, dann wäre bereits die F_1 von einer solchen schlitzblütigen *Str. (Wendlandii* × *Rexii)* schlitzblütig gewesen und wäre es in weiteren Rückkreuzungen mit *Str. Rexii* stets geblieben, die reziproke natürlich genau so wenig wie sonst. Damit entfiele in diesen beiden Kreuzungen die Möglichkeit einer karyotisch-genetischen Analyse, und das Ergebnis sähe genau so aus wie Rhoades' pollensteriler Mais und L'Héritiers CO_2-sensitive *Drosophila*. Mir scheint also nicht, daß man aus dem Ausbleiben der Möglichkeit einer karyotisch-genetischen Analyse auch auf die "independence... of the chromosomes" (Caspari 1948, S. 20) schließen darf. Wenn *alle* für eine Kreuzung in Frage kommenden Typen in dem entsprechenden Erbfaktor homozygotisch sind und nur *einer* das für die Manifestation notwendige Plasmon besitzt, so wird *jede* Kreuzung mit diesem Typ als Mutter das Merkmal zeigen; zugleich ist eine mendelistische Analyse unmöglich, weil karyotisch betrachtet eben alle dieselben Homozygoten sind.

Aus dieser Überlegung folgt unabweisbar, daß sich eine *isolierte unmittelbar merkmalsbestimmende Wirkung des Plasmons nicht beweisen läßt.* Und positiv ausgedrückt ist es auch höchst wahrscheinlich, daß es in der Merkmalsbestimmung im Organismus auch nur eine Zusammenarbeit zwischen Genom und Plasmon gibt. Winklers Formulierung von 1924 ist damit abgelehnt. Zugleich wird man die Bezeichnung „Goneoklinie" mit ihren Einzelbestimmungen „Metroklinie" und „Patroklinie" tunlichst aufgeben, sie sind als überholt zu betrachten.

Ausdrücklich sei noch bemerkt, daß diese hier entwickelte Vorstellung nicht wieder ein neues „Kernmonopol der Vererbung" aufstellt. Daß das Plasmon sich unabhängig von karyotischen Einflüssen reproduziert und von Zelle zu Zelle und Generation zu Generation weitergegeben wird, wurde im vorigen Abschnitt dargelegt. Damit ist zugleich auch der Inhalt des Begriffes „Vererbung" erfüllt und in diesem Sinn ist die „plasmonische Vererbung" auch eine „außerkaryotische". Mit der Frage nach der Merkmalsbestimmung gehen wir indessen strenggenommen bereits über die Vererbungsfrage hinaus; sie ist der erste Schritt in die Entwicklungsphysiologie hinein. Die Entwicklung wird aber durch Genom und Plasmon gemeinsam bestimmt; beide Elemente sind hier einander zugeordnet.

b) Die Prädetermination des Plasmons durch den Kern. Um die eben entwickelte Vorstellung noch genauer zu festigen, sei auf die modernen Arbeiten eingegangen, die der Prädetermination zugeneigt sind. Wir können uns die Arbeit dadurch vereinfachen, daß wir uns ausschließlich mit einer Arbeit Schwemmles von 1927 befassen; denn alle die zahllosen Arbeiten Lehmanns und seiner Schüler basieren im Grunde genommen auf dieser allein, ohne daß das jemals mit

wünschenswerter Präzision festgestellt worden ist. SCHWEMMLEs experimentelle Befunde sind von solcher Präzision, daß sie sich leicht übersehen lassen, was von den späteren *Epilobium*-Arbeiten der LEHMANNschen Schule wirklich nicht immer gesagt werden kann. Noch ein zweiter Grund ist für die ausführliche Behandlung der Arbeit maßgeblich. CASPARI hat 1948 an ihre experimentellen Ergebnisse eine Deutung angeknüpft, durch die wir an die unmittelbar aktuelle Diskussion über die plasmaempfindlichen Gene herangeführt werden.

SCHWEMMLE hat Kreuzungen zwischen *E. parviflorum* und *E. roseum* gemacht, reziproke Differenzen dabei konstatiert und festgestellt, daß im Plasmon von *E. parviflorum* der Bastard vollkommen steril ist, in demjenigen von *E. roseum* dagegen die Antheren zwar vielfach reduziert sind, doch werden einzelne Pollenkörner produziert und ein Samenansatz im Fruchtknoten kann stattfinden. Von diesem Ausgangspunkt weitergehend hat er dann eine größere Anzahl von *roseum*-Biotypen in ihrem Kreuzungserfolg mit *E. parviflorum* untersucht und dabei sehr weitgehende Unterschiede in der Sterilität gefunden, wenn diese *roseum*-Typen Mütter sind. In seinen Hauptversuchen verwendet er 3, ein *E. roseum* aus dem Botanischen Garten in Tübingen, ein solches aus dem Botanischen Garten in Kopenhagen und endlich ein solches aus Friedrichsau bei Ulm. Die Bastarde in dem Plasmon von *E. parviflorum* sind samt und sonders in beiden Geschlechtern vollkommen steril. In den Plasmonen der verschiedenen *E. roseum*-Biotypen dagegen zeigen sich erhebliche Unterschiede untereinander. In der Kreuzung *E. roseum* Friedrichsau und Kopenhagen × *parviflorum* sind die Antheren verhältnismäßig gut ausgebildet und es werden etwa 60—70 Samen je Kapsel entwickelt. Wird das *E. roseum* aus dem Botanischen Garten in Tübingen als Mutter verwendet, dann sind die Bastarde weitgehend steril. Die übrigen *roseum*-Biotypen stehen in ihrem Sterilitätsverhalten zwischen *roseum* Friedrichsau und *roseum* Kopenhagen einerseits und *E. roseum* Botanischer Garten Tübingen andererseits. SCHWEMMLE versucht nun den Sterilitätsunterschied zwischen den drei eben genannten *roseum*-Biotypen folgendermaßen genetisch zu analysieren: er kreuzt die 3 Biotypen reziprok untereinander, woraus er 3 Paare, also 6 verschiedene Bastarde erhält, die selbstverständlich vollkommen fertil sind, weil es sich ja um reine *roseum*-Pflanzen handelt. Diese 6 verschiedenen Bastarde verwendet er nun zu einer Kreuzung mit *E. parviflorum*, und zwar so, daß sie ausschließlich als Mütter dienen. Er tut das auf Grund folgender Überlegung. Angenommen, der Unterschied in der Sterilität der *roseum-parviflorum*-Kreuzungen mit den drei *roseum*-Biotypen als Müttern sei durch eine Verschiedenheit der 3 Plasmen bedingt, dann sollten die Dreifach-Kreuzungen jeweils dem Sterilitätstypus derjenigen *roseum-parviflorum*-Kreuzung folgen, die das mütterliche Plasma für diese Verbindungen hergegeben hat. Sollte dagegen der Unterschied auf einer karyotisch-faktoriellen Basis ruhen, dann wäre in den Dreifach-Kreuzungen eine Spaltung nach den Sterilitätsverhältnissen zu erwarten. Entscheidend sind die beiden Kreuzungen zwischen *E. roseum* Botan. Garten × Friedrichsau und reziprok und Botan. Garten × Kopenhagen und reziprok, beide mit *E. parviflorum* gekreuzt. In beiden Fällen ist eine erhebliche, wohlunterscheidbare Differenz zwischen den Fertilitätstypen in der einfachen Kreuzung jeweils der beiden *roseum*-Typen mit *E. parviflorum* gegeben. SCHWEMMLE findet in allen vier Kreuzungen eine einwandfreie Spaltung von 1:1 nach — vereinfacht ausgedrückt — sterilen und fertilen Pflanzen; genauer gesagt also nach solchen, die höchstgradig steril sind und solchen, die nur eine verhältnismäßig geringe Einschränkung der Fertilität erfahren.

Dieses Ergebnis veranlaßt SCHWEMMLE zu der Interpretation, aus diesen Kreuzungen ginge hervor, „daß die Sterilität sowohl der Samenanlagen als auch der Antheren faktoriell und nicht plasmatisch bedingt ist". Das ganze wird nun noch genauer folgendermaßen erläutert. *Epilobium roseum* Botan. Garten besitzt einen Faktor, der nur in Verbindung mit *E. parviflorum* die Ausbildung der Samenanlagen und Antheren in weitgehendem Maße hemmt und die Sterilität dieses Bastards bedingt. SCHWEMMLE bezeichnet ihn als einen Hemmungsfaktor H_1 und den entsprechenden Faktor in *E. roseum* Friedrichsau oder Kopenhagen als H_2. Kreuzt er die beiden miteinander, so bekommt er in den Bastard-Genomen H_1H_2. Werden diese Bastarde weiter mit *E. parviflorum* gekreuzt, so bekommt man die Genomkombination $H_1 + p$, das die sterile, und $H_2 + p$, das fertile Pflanzen liefert; bei den reziproken *roseum*-Kreuzungen ist es bei der Einkreuzung mit *E. parviflorum* als Vater ebenso. Die

beiden Klassen steril zu fertil finden sich in der Nachkommenschaft im Verhältnis von 1:1.

Unter den 4 Kreuzungen, an denen *E. roseum* Botan. Garten einerseits, *E. roseum* Friedrichsau oder Kopenhagen andererseits beteiligt sind, finden sich zwei, bei denen *E. roseum* Botan. Garten Mutter ist, zwei bei denen entweder *E. roseum* Friedrichsau oder *E. roseum* Kopenhagen Mutter ist. SCHWEMMLE glaubt nun unter diesen beiden Gruppen eine Verschiebung des Zahlenverhältnisses von 1:1 jeweils in der Weise zu finden, daß stets dort, wo *E. roseum* Botan. Garten Mutter ist, die sterilen Pflanzen vorwiegen und umgekehrt, wo *E. roseum* Friedrichsau oder *E. roseum* Kopenhagen Mutter ist, die Fertilen. Wir können SCHWEMMLE in dieser Hinsicht auch in der empirischen Konstatierung nicht ganz folgen. Tatsächlich sind die Zahlenverhältnisse etwas abweichende, auch durchaus in der angegebenen Richtung, doch sind sie statistisch nicht bedeutsam. Die Differenz ist zu gering, als daß sie irgend etwas über eine reale Abweichung aussagen könnte. Selbst für die stärkste Abweichung von 237:177 beträgt der *P*-Wert $< 0{,}02$. In der Zeit, in der SCHWEMMLE die Arbeit machte, hat man noch geringen Wert auf solche Sicherungen gelegt.

Als Ursache für diese letzte Differenz, die SCHWEMMLE konstatiert zu haben glaubt, nimmt er das Plasma in Anspruch. Er stellt sich vor, daß die Hemmungsfaktoren, die seiner Meinung nach die Sterilität herbeiführen, zwar nur in Gemeinschaft mit dem entsprechenden Faktor aus *E. parviflorum* wirksam sind, dennoch aber in dieser Eigenschaft, Hemmungsfaktor zu sein, aus *E. roseum* stammen. Hier im *E. roseum*-Biotyp haben nun nach SCHWEMMLES Auffassung die Hemmungsfaktoren, obwohl sie dort nicht als solche wirksam sind, doch das Plasma in der Weise zugerichtet, wie sie sich in der *parviflorum*-Kreuzung betätigen. Dieser vom Kern her bedingte Zustand des Plasmas verschiebt die Spaltungszahlen entsprechend nach der Seite steriler oder fertiler Ausbildung. Obwohl wir den Beweis für die empirische Gegebenheit nicht als zutreffend ansehen können, ist es doch notwendig, auf diese Gedankengänge SCHWEMMLES einzugehen, denn von hier aus erfolgt seine Interpretation der reziproken Differenz zwischen den *E. parviflorum* und *E. roseum*-Kreuzungen. Er nimmt nämlich weiterhin an, daß ein solcher Hemmungsfaktor ebenfalls in *E. parviflorum* vorhanden sei, und zwar wesentlich aktiver als die Hemmungsfaktoren von *E. roseum*. Infolgedessen ist seiner Meinung nach auch das Plasma von *E. parviflorum* in einer weit intensiveren Weise mit Hemmungssubstanzen erfüllt und muß also nun eine noch stärker hemmende Wirkung ausüben als die verschiedenen *roseum*-Plasmen. Auf diese Weise soll die vollkommene Sterilität der *E. parviflorum-roseum*-Bastarde mit Plasma von *E. parviflorum* zustande kommen.

Wir sehen aus dieser Interpretation SCHWEMMLES, daß er eine Auffassung hat, die der Vorstellung von der Prädetermination nahesteht. Um sie endgültig zu erweisen, hätte er zeigen müssen, daß die Eigenschaften des Plasmas von *E. roseum* und *E. parviflorum* nicht konstant sind, sondern im Laufe einiger Generationen unter dem Einfluß eines anderen Kernes umgeprägt werden. Das war wegen der weitgehenden Sterilität auch im weiblichen Geschlecht bei diesen beiden Arten unmöglich. Indessen ist das nach den späteren Befunden von MICHAELIS ganz unwahrscheinlich, denn dessen Rückkreuzungen umfassen nunmehr 25 Generationen (MICHAELIS 1949) und zeigen dabei immer noch eine weitgehende Konstanz des Plasmons.

Nach unserer Auffassung stellt sich der *E. roseum-parviflorum*-Fall folgendermaßen dar. Es sind weder im *roseum*-Genom noch im *parviflorum*-Genom Erbfaktoren vorhanden, die man ihrer eigenen Natur nach als Hemmungs- oder Sterilitätsfaktoren bezeichnen könnte. Wäre das der Fall, so müßten sie, weil dort homozygotisch, sich auch in diesem Sinn in den Ausgangsformen auswirken. SCHWEMMLE sagt, daß die Hemmungsfaktoren ihre Wirkung erst in Gemeinschaft mit einem Faktor aus *E. parviflorum* ausüben, sonst nicht. Man hat faktisch früher das Auftreten von Bastardsterilität bei Artkreuzungen wohl in dieser Weise erklärt, sofern man überhaupt den Ursachen dieser Erscheinung nachging.

Aber eine irgendwie genauer gegründete Vorstellung darüber, in welcher Weise die Aktion der Erbeinheiten zustande kommen kann, besitzen wir bislang nicht. So wird man also besser von der Annahme ausgehen, daß in den beiden Ausgangsformen *E. roseum* und *E. parviflorum* nur Erbfaktoren in Aktion sind, die für die normale Ausbildung der Blüten Bedeutung haben. Alle unsere bisherigen Kenntnisse darüber deuten darauf hin, daß es sehr viele sind, die einen Einfluß auf die Ausbildung des Gynaezeum oder Androezeum morphologisch oder physiologisch besitzen. Wir nehmen weiter an, daß in den beiden Ausgangsformen alle diese Erbfaktoren Allele sind. Wenn nun bei einer Kreuzung das Genom von *E. parviflorum* in das Plasmon von *E. roseum* gerät, so können dessen Gene sich nicht alle gleichmäßig entfalten; denn die Möglichkeiten dafür sind für die verschiedenen Erbfaktoren ein und desselben Genoms in irgendeinem Plasmon verschiedene. So erscheinen die Erbfaktoren von *E. parviflorum*, die das Sproßwachstum, die Blätter usw. bestimmen, in normaler Aktion, soweit sie nicht als rezessive denjenigen von *E. roseum* unterliegen, während die auf die Fertilität des Androezeum und Gynaezeum bezüglichen mehr oder weniger dominant sind und gleichzeitig eine Entfaltungshemmung erfahren. Die Differenz, die dabei in der Wirkung dieser *parviflorum*-Faktoren in den verschiedenen Biotypen von *E. roseum* zustande kommt, muß natürlich, da es sich um ein und denselben Faktor handelt, entweder durch eine Differenz der Plasmonwirkung erklärt werden oder durch eine Differenz in dem Dominanzverhältnis gegenüber den beiden verschiedenen Allelen aus den *roseum*-Biotypen. Zu entscheiden wäre diese Alternative auch nur durch die hier leider unmöglichen wiederholten Rückkreuzungen. Umgekehrt stammen die Erbfaktoren, die für die Sterilität derselben Genomverbindungen im *parviflorum*-Plasma verantwortlich sind, von *E. roseum* her, und die Tatsache, daß die Faktoren aus den *roseum*-Biotypen alle dieselbe katastrophale Wirkung im *parviflorum*-Plasma haben, obwohl karyotisch ein und derselbe *E. parviflorum*-Antagonist dem gegenübersteht, ist wohl so zu verstehen, daß in dem *parviflorum*-Plasma die *roseum*-Faktoren so sehr in ihrer Funktion gehemmt sind, daß die vermutlich nur quantitative Differenz, die unter ihnen bestehen mag, keine Rolle mehr spielt.

Die eben entwickelte Interpretation des *roseum-parviflorum*-Falles läßt sich an Hand des empirischen Materials von SCHWEMMLE ebensowenig beweisen wie dessen eigene. Sie hat indessen den Vorzug vor letzterer, daß sie einmal die Resultate von MICHAELIS berücksichtigt und zum anderen, daß sie den Fehler vermeidet, der darin liegt, den Erbfaktoren, um die es sich bei dieser Auseinandersetzung handelt, im eigenen Plasmon nicht nur eine Hemmungswirkung zuzuschreiben, die sie offensichtlich darin nicht haben, sondern sogar auch noch eine Prädetermination des Plasmas in der Eigenschaft, die sie nicht besitzen. Gerade das nämlich ist die Grundlage, auf der LEHMANN und seine Schüler von 1929—42 in zahlreichen Arbeiten ein ganzes Gebäude errichtet haben. Es wiederholt sich fast monoton: monofaktoriell spaltende „Hemmungsfaktoren" sollen erwiesen werden, und auf deren Tätigkeit werden die Eigenschaften des Plasmas zurückgeführt. Die experimentellen Ergebnisse sind aber in keinem Fall von derselben Präzision wie diejenigen SCHWEMMLEs. So wären bei einer rechtzeitigen kritischen Erörterung der von SCHWEMMLE geschaffenen Grundlagen die umfassenden Diskussionen z. B. zwischen BRÜCHER und LEHMANN, sowie die überaus umfang-

reichen Publikationen Lehmanns (1939—1942) nicht notwendig gewesen. Das unbestreitbare Verdienst Schwemmles mit seinen Arbeiten von 1927 ist unserer Meinung nach in dem ersten klaren Nachweis zu erblicken, daß auch die *Verschiedenheiten der reziproken Epilobium-Bastarde durch ein Zusammenwirken isolierbarer karyotisch gebundener Gene und des Plasmons zustande kommen.*

Michaelis selbst hat sich im Zusammenhang mit seinen Untersuchungen über die reziprok verschiedenen Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum* (1940, III) auch kurz mit der Arbeit Schwemmles beschäftigt. Freilich hat er sie nicht im einzelnen analysiert, was längst hätte geschehen müssen. Er hat im wesentlichen nachgewiesen, daß bei seinem Material allein plasmafremde Gene die Hemmung herbeiführen und dementsprechend in ihrer Ausgangsform nicht als Hemmungsgene bezeichnet werden können. Abgesehen von dieser, unserer Auffassung konformen Interpretation neigt Michaelis noch einer anderen zu, die wir im Abschnitt über die Theorie der plasmonempfindlichen Gene behandeln werden.

c) Die Theorie der plasmonempfindlichen Gene. Der Begriff „plasmaempfindliche" oder „plasmonempfindliche Gene" stammt, soweit ich sehe, von Michaelis, der ihn im Zusammenhang mit seinen *Epilobium*-Kreuzungen entwickelte. Zu einer allgemeineren Bedeutung ist er freilich erst durch die Darstellung Casparis erhoben worden, der von einer "Theory of Plasmon-sensitive Genes" (1948, S. 28) spricht. Michaelis selbst ist nicht der Meinung, daß man bereits in der Lage ist, aus seinen *Epilobium*-Befunden eine allgemeine Theorie zu konstruieren. Er möchte diesen Ausdruck, wie er 1942, S. 496, schreibt, nur als „Terminus technicus" verwandt wissen, nicht aber eine genetische Theorie darauf errichten, da der Begriff „keine abgegrenzte Kategorie von Genreaktionen bezeichnet". Und eben das scheint mir Caspari zu meinen. Letzterer nennt als die ersten Autoren, die die Begriffsbestimmung begründeten, Renner und Kupper 1921. Deren Meinung freilich über das Zusammenwirken von Genom und Plasmon geht ihrer eigenen Auffassung nach auf eine Bemerkung von Correns 1901 zurück, in welcher er ausführt, daß mit den mendelnden Genen im Kern die Anlagen eines Organismus übertragen werden, daß aber das Plasma der Zelle für deren Entfaltung sorge. Demgemäß müsse der Entfaltungsmechanismus, wie Correns sagt, im wesentlichen der der Mutter sein. Correns selbst ist in seinem Vortrag auf dem 5. Internationalen Vererbungskongreß (publiziert 1928) nicht mehr streng bei der 1901 entwickelten Vorstellung geblieben; so hält er auch eine rein plasmatische Merkmalsbestimmung neben der Kombinationswirkung von Genom und Plasmon für möglich.

Wir selbst sind der Meinung, daß durch den Vorstellungsinhalt der mit dem Begriff „plasmaempfindliche Gene" bezeichnet wird, bestimmte empirische Befunde gerade bei den *Epilobium*-Versuchen recht anschaulich verdeutlicht werden. In dem Moment freilich, in dem man ihn mit Caspari zu einer allgemeinen Theorie erhebt, wird eine besondere Eigenschaft der Gene hypostasiert, die nicht allen zuzukommen braucht. Das erscheint uns nicht zutreffend; wir stimmen in dieser Hinsicht Michaelis zu und wollen nun diese Meinung im folgenden genauer begründen. Zunächst die empirischen Grundlagen.

Die Verschiedenheit reziproker Bastarde drückt sich bei *Epilobium* vielfach so aus, daß eine der beiden Serien ganz entscheidende Wuchshemmungen erfährt: völlig gestauchte Sprosse, die kurz am Boden bleiben, verkrümmte und abweichend gestaltete Blätter sind die Kennzeichen solcher Pflanzen. Obwohl meistens von einer solchen Aufzucht viele zugrunde

gehen, besitzen manche davon eine erstaunliche Vitalität; sie wachsen vegetativ immer weiter, überwintern und lassen sich im zweiten Jahr weiterkultivieren. Solche gehemmten Bastarde kommen vor allem bei der Kreuzung *E. hirsutum* × *parviflorum* im Plasmon von *E. hirsutum* und auch noch in anderen Artbastardierungen vor.

Es ist nun von besonderem Interesse, daß MICHAELIS bei seinen ausgedehnten Studien solche eingreifenden Hemmungserscheinungen auch bei der Kreuzung verschiedener Standortsformen von *E. hirsutum* unter sich aufgefunden hat. Dabei ist es ganz besonders das Plasmon der Standortssippe „Jena", welches in Kombination mit anderen *hirsuta* derartige Hemmungen herbeiführt. MICHAELIS hat nun ein sehr elegantes Kreuzungsverfahren gewählt, um die Gene zur Anschauung zu bringen, die für diese „Hemmungserscheinungen" verantwortlich sind. Er hat alle die Standortssippen, die sie im *E. hirsutum*-Jena-Plasmon zeigen, zunächst mit *E. hirsutum* Jena ♂ gekreuzt. Alle diese Bastarde sind ungehemmt und normal fertil; werden diese Bastarde dann als Väter mit *E. hirsutum* Jena als Mutter gekreuzt, dann kommen die Hemmungen zutage, nunmehr aber als Spaltungen. An dem Vergleich aller dieser Bastardnachkommen läßt sich erkennen, daß an dem Zustandekommen der Hemmungserscheinungen in den verschiedenen Standortsformen eine verschiedene Anzahl von Genen mitwirken. Und zwar in der Weise, daß überall dort, wo bei der direkten Kreuzung der verschiedenen Standortsformen mit *E. hirsutum* Jena ♀ nur geringe Hemmungen manifest werden und sich in der Spaltung auch nur wenige Gene als „plasmonempfindlich" erweisen und umgekehrt (MICHAELIS 1940, 1942).

Es ist zweifellos sehr anschaulich, diese an Hemmungserscheinungen beteiligten Gene als „plasmonempfindlich" zu bezeichnen. Freilich sollte man hinzusetzen: empfindlich für das Plasmon der Sippe Jena! Aber bedeutet nun die Tatsache, daß die „Hemmungserscheinungen" in einem anderen Plasmon, etwa im eigenen, ausbleiben, daß die Gene für dieses Plasmon „unempfindlich" sind? Es könnte den Anschein haben als sei das gemeint, als könne man die Gene in plasmonempfindliche und plasmonunempfindliche einteilen. Dabei handelt es sich aber bei der „Unempfindlichkeit" um genau die gleiche Aktion im Entwicklungsgeschehen, jedoch hierbei mit dem Effekt, daß keine „Hemmungserscheinung", sondern ein „normaler harmonischer Phänotypus" erscheint. Um also dieses bedrohliche Mißverständnis von vornherein zu beseitigen, sollte man es mindestens vermeiden, von der besonderen, hier gemeinten Plasmonempfindlichkeit der Gene eine Theorie zu entwickeln.

Um wiederum zu erläutern, wie wir die Probleme ansehen, sei wieder ein Beispiel von *Streptocarpus* angeführt, welches zwar in der empirischen Bearbeitung noch nicht ganz abgeschlossen, dennoch die Umrisse bereits deutlich erkennen läßt.

Wiederum handelt es sich um den Vergleich der beiden Nachkommenschaftsserien *Str. (Wendlandii* × *Rexii)* × *(Rexii* × *Wendlandii)* und *Str. (Rexii* × *Wendlandii)* F_2. Es läßt sich an den Spaltungsprodukten feststellen, daß drei verschiedene Gene (bzw. Gengruppen) sich entscheidend verändert in den beiden Plasmen von *Str. Wendlandii* und *Str. Rexii* manifestieren: die Gene der Geschlechtsausbildung, die der Blütengestaltung und endlich diejenigen der Blütengröße. Darüber hinaus spalten die Heterozygoten zwischen diesen beiden Arten noch in einer Unzahl anderer Einheiten auf. Einzelne Genpaare lassen sich auch beiderseitig verfolgen, wie beispielsweise diejenigen für rosulates und unifoliates Verhalten oder diejenigen der Infloreszenzgestaltung. Dabei können wir konstatieren, daß sich auffällige Unterschiede wie in dem Fall der drei oben genannten Gene bei diesen anderen nicht finden. Man könnte dieses Ergebnis also auch so formulieren, daß man die drei oben erwähnten Gengruppen als „plasmonempfindlich" bezeichnet, im Gegensatz zu den anderen, die es nicht sind.

Wenn man nun aber die Kreuzung von *Str. Rexii* anstatt mit *Str. Wendlandii* mit *Str. solenanthus* macht, dann finden wir etwas ganz anderes. *Str. solenanthus* gehört, was die Geschlechtsausbildung anlangt, zu derselben Gruppe wie *Str. Rexii*; bei einer Kreuzung untereinander erfolgt keine Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses, beide Bastarde in

beiden Plasmonen sind normal zwittrig. Daraus wäre zu schließen, daß die Genomtendenz und die beiden Plasmone in dieser Hinsicht übereinstimmten. Es zeigt sich aber, daß die beiden Bastarde eine recht weitgehende Pollensterilität besitzen, und diese ist wiederum durch eine spezifische Zusammenarbeit anderer Gene mit den Plasmonen einerseits von *Str. Rexii*, andererseits von *Str. solenanthus* veranlaßt. Hier sind also aus *Str. Rexii* andere Gene als vorhin wiederum „plasmonempfindlich". Nunmehr freilich gegenüber dem Plasmon von *Str. solenanthus*, und umgekehrt solche vom Genom von *Str. solenanthus* gegenüber dem Plasmon von *Str. Rexii*.

Diese Versuche demonstrieren sehr schön die Relativität dessen, was als „Plasmonempfindlichkeit" bezeichnet wird. Im Grunde genommen handelt es sich gar nicht um eine besondere „Empfindlichkeit" der Gene, sondern vielmehr um eine besondere Reaktion unter anderen Reaktionsmöglichkeiten, die darum allein auffällig ist, weil sie aus dem „Normalen" herausfällt und darum überhaupt studiert werden kann. Als eben diese besondere Eigenschaft des Gens hingegen braucht sie sich keineswegs von den anderen Reaktionsmöglichkeiten der Gene zu unterscheiden, die zu einem normalen, nach Form und Funktion störungsfreien Organismus führen.

Wenn wir dann weiter von dieser Überlegung aus alle die einzelnen Gruppen von Objekten betrachten, bei denen irgendwelche besonderen Gene bekanntgeworden sind, die *feststellbar* auf einen Plasmonunterschied ansprechen, dann findet man, daß diese wie zu erwarten völlig zufällig verteilt sind. Bei dem einen Objekt finden wir diese, bei dem anderen jene ohne Bevorzugung irgendwelcher besonderer Eigenschaften. Stellen wir aber die ganze Serie einmal übersichtlich zusammen, so läßt sich zeigen, daß tatsächlich in der Gesamtheit dieser zufälligen Verteilung auch alle wichtigeren Eigenschaftskomplexe einer Pflanze irgendwo einmal betroffen werden. Es sind Sproß-, Laubblatt-, Blütenblatt-Eigenschaften, es ist die Wuchs- und Verzweigungsweise, es ist die Ausfärbung und Funktion des Laubes, es betrifft die Geschlechtsausbildung und die Fertilität, es sind Gene, die sich in der Diplophase und der Haplophase manifestieren, kurzum, es fehlt kein Gebiet.

Wollen wir aus dem allen ein allgemeines Resultat ableiten, dann können wir nur sagen, daß prinzipiell *alle Gene plasmaempfindlich sind; denn wir können jedem für seine Entfaltung ein spezifisches Zusammenwirken mit dem Plasmon zuordnen.*

Noch einige weitere empirische Befunde sind in diesem Zusammenhang zu erörtern. Michaelis hat Versuche publiziert, aus denen auch nach der Meinung von Caspari hervorzugehen scheint, daß die „plasmaeigenen" Gene, d. h. die durch die Mutter einem Bastard zugekommenen, ebenfalls an der Herbeiführung einer durch Zusammenwirken mit einem Plasmon gegebenen Entwicklungsstörung beteiligt sein können. Die empirischen Grundlagen sind folgendermaßen:

Michaelis hat aus seinem *E. hirsutum* Sippe Jena, die ursprünglich heterozygotisch war, zwei einzelne Linien isolieren können, die nunmehr in den betreffenden Genen *parv* und $^{+}$*parv* homozygotisch sind; sie unterscheiden sich geringfügig in der Größe. Werden nun diese beiden Linien der Sippe Jena mit *E. luteum* oder mit anderen Sippen von *E. hirsutum* gekreuzt, so findet man, vor allem dann, wenn *E. hirsutum* Jena selbst Mutter ist, sehr viel stärkere Differenzen zwischen den *parv*- und $^{+}$*parv*-Kombinationen als bei einem Vergleich der Ausgangstypen und zugleich differente Unterschiede unter reziproken Bastarden.

Eine zweite Versuchsreihe hat folgende empirische Basis. Es wurden *E. hirsutum* Jena mit *E. hirsutum* Erlangen gekreuzt. Diese Kombination gibt keine reziproken Verschiedenheiten. Werden nun die aufeinanderfolgenden Rückkreuzungsgenerationen als Mutter

E. (hirsutum) Jena × Erlangen × Erl[1] ... Erl[5] mit anderen *hirsutum*-Sippen als Vätern gekreuzt, die ihrerseits im Jena-Plasmon Störungen anrichten, dann zeigt sich oftmals, daß mit zunehmender Elimination der Jena-Gene durch das Erlangen-Genom in den aufeinanderfolgenden Rückkreuzungen der Störungsgrad *abnimmt*.

CASPARI schließt aus diesen Versuchen ganz ebenso wie aus den von uns ganz ausführlich behandelten von SCHWEMMLE von 1927 über die *E. roseum-parviflorum*-Bastarde, daß die mütterlichen Gene mit an den Hemmungserscheinungen beteiligt sind. Sie müssen also durch die Heterozygotie „plasmaempfindlich" geworden sein, was sie im homozygoten Zustand nicht sind. Schon bei den Überlegungen über die Interpretation der SCHWEMMLEschen Versuche, den ersten aller „Dreifachkreuzungen", haben wir darauf hingewiesen, daß sehr wohl auch eine andere Erklärungsmöglichkeit besteht. Man kann dabei den Hemmungseffekt durchaus den fremden, nicht plasmaeigenen Genen zuordnen. Um dann dennoch die beobachteten Differenzen verständlich zu machen, bedarf es lediglich der Annahme eines verschiedenartigen Dominanzverhältnisses gegenüber den plasmaeigenen Allelen. Und genau betrachtet hat die Berücksichtigung des Dominanzphänomens durchaus keinen hypothetischen Charakter, sondern ist selbstverständlich. So gewinnt man wieder die Basis für eine einfache Erklärung, ohne sich in gefährliche Abenteuer zu stürzen.

MICHAELIS selbst will aus diesen Versuchen lediglich schließen, daß die „Entwicklungstendenz", die sich bei allen Pflanzen mit dem Plasma der Sippe Jena hat feststellen lassen, durch deren Plasmon vererbt und bestimmt wird. Die eingekreuzten Gene hätten nur quantitative, nicht aber qualitative Effekte. Diese Äußerung sagt nicht eben viel aus über die Beschreibung des Phänomens hinaus, zumal wenn man bedenkt, daß *Epilobium* genetisch ein etwas unerfreuliches Objekt ist, dessen Artunterschiede in einer Unzahl von schwer definierbaren quantitativen Differenzen bestehen.

Aus den Versuchen im übrigen zu schließen, daß die „Sippe Jena" in ihrem Plasmon die „Entwicklungstendenz" zu gehemmtem Wuchs besitzt, was bei MICHAELIS zwar nicht ausdrücklich gesagt wird, aber doch durch seine Betrachtungsweise hindurchschimmert, hängt mit dem puren Zufall zusammen, daß sich die Gene sehr vieler Sippen übel darin manifestieren. Mit den Genen von „Jena" selbst und einigen anderen ist die „Entwicklungstendenz" eine völlig normale. Es handelt sich also stets um eine Kombinationswirkung. — Von Bedeutung ist nun noch eine weitere Arbeit von MICHAELIS, in welcher er einen triploiden *Epilobium hirsutum-luteum*-Bastard und seine Nachkommenschaft untersucht hat.

Dieser Bastard enthält 2 *hirsutum*- und 1 *luteum*-Genom, und zwar in dem Plasma der *hirsutum*-Sippe Jena. Unter der Nachkommenschaft dieses Bastards lassen sich im wesentlichen nur Pflanzen mit Chromosomen unter 3n auffinden, und unter diesen treten auch wieder die für das Plasmon der Sippe Jena so kennzeichnenden Entwicklungsstörungen auf. Indessen sind das immer nur solche Pflanzen, die Bastardcharakter, also Merkmale sowohl von *hirsutum* als auch von *luteum* zeigen. Die Störungen nehmen nach MICHAELIS in demselben Maße ab, in welchem die Pflanzen einem der beiden Eltern ähnlicher werden.

Aus den Befunden dieser letzten Arbeit schließt auch MICHAELIS, daß die mütterlichen plasmaeigenen Gene ebenfalls an der Herbeiführung der Entwicklungsstörungen beteiligt sind. CASPARI greift diese Meinung mit so besonderem Interesse auf, weil von STERN eine Vorstellung entwickelt wurde, wie ein

Positionseffekt zustande kommen möge, und zeigt, daß die Voraussetzungen für dieses Phänomen gewisse Übereinstimmungen mit dem von MICHAELIS Gemeinten zeigt. Daß Heterozygotie als solche in der Lage sei, einen anderen Effekt hervorzurufen als den aus der homozygotischen Manifestation der beiden einzelnen Gene errechenbaren, kann ebenso wie der Positionseffekt als Folge der Kombination eines Gens mit seiner unmittelbaren Umwelt angesehen werden.

Wir sind der Meinung, daß gewiß die Möglichkeit besteht; bewiesen ist sie indessen noch nicht. Für die Dreifachkreuzungen ließ sich noch eine andere Interpretation finden und das empirische Material der Triploiden-Nachkommen ist zu spärlich, als daß sich darauf allein eine so weitreichende Theorie gründen ließe. Für unsere Interpretation, wonach die plasmafremden Gene unter Heranziehung spezifischer Dominanzrelationen in ihrer Zusammenarbeit mit dem Plasmon für die besonderen Erscheinungen bei *Epilobium* verantwortlich sind, spricht auch der Nachweis F. v. WETTSTEINS bei seinen Moosuntersuchungen, das Dominanzverhältnis könne als solches durch die spezifische Einwirkung eines Plasmons verändert werden.

Die wesentliche Bedeutung der umfassenden Untersuchungen der Standortsformen von *E. hirsutum* durch MICHAELIS erblicken wir in dem Nachweis des Vorhandenseins eingreifend verschiedener Plasmone unter nahe verwandten Formen, so daß die Reaktionen, die diese sippenfremden Gene hervorbringen, an Größenordnung denjenigen der Artdifferenzen etwa zwischen *Epilobium hirsutum* und *E. parviflorum* gleichen. Diese durch die Versuche von SCHWEMMLE von 1927 und nunmehr von MICHAELIS in extenso gewonnene Einsicht führt unaufhaltsam zu der Frage nach den Veränderungsmöglichkeiten der Plasmone. Daran, daß die Sippendifferenzen phylogenetisch jungen Ursprungs sind, ist nicht zu zweifeln; wir müssen also darauf gefaßt sein, auch Veränderungen der Plasmone in unseren Experimenten zu begegnen.

d) Der Paramaecium-Fall des „killer"-Charakters in den Untersuchungen SONNEBORNS[1]. SONNEBORNS Arbeiten über einen eigenartigen Fall außerkaryotischer Vererbung bei *Paramaecium* haben in den letzten Jahren berechtigtes Aufsehen erregt. Es besteht kein Zweifel, daß das dort konstatierte Phänomen unter den hier behandelten Abschnitt der Zusammenarbeit von Genom und Plasmon zu subsummieren ist, daß aber doch so eigenartige und sonst nirgends konstatierte Verhältnisse bestehen, wodurch sich eine gesonderte Betrachtung notwendig macht. Die empirischen Befunde sind die folgenden.

SONNEBORN hat eine Rasse von *Paramaecium aurelia* gefunden, welche die Eigenschaft besitzt, eine Substanz auszuscheiden, die andere Paramaecien zum Absterben bringt, selbst aber dagegen resistent ist. Das Auftreten der Eigenschaft ist abhängig vom Vorhandensein eines dominanten Faktors K und von einer plasmonischen Komponente $\varkappa$. Das Besondere dieses Falles ist nun darin zu erblicken, daß nicht allein eine Zusammenarbeit des genomatischen und plasmonischen Anteils bei der Merkmalsgestaltung (Paramaecin-Ausscheidung) besteht, sondern auch bei der Reproduktion des plasmonischen Anteils $\varkappa$. Das heißt: falls es sich um *kk*-Zellen mit $\varkappa$-Plasmon handelt, wird die Reproduktion von $\varkappa$ eingestellt, so daß es nach einigen Teilungen verschwunden ist. Wird dann K wieder in das nunmehr $\varkappa$-freie Plasmon hineingebracht, dann ist K nicht nur nicht wirksam, sondern vermag auch nicht

[1] Die Arbeiten SONNEBORNS an *Paramaecium* über die erblichen Differenzen der Antigenwirkung scheinen uns mit einer Problematik behaftet zu sein, auf die wir hier nicht eingehen wollen.

mehr die Neubildung von $\varkappa$ anzuregen. So ist also trotz dieser Abhängigkeit im Reproduktionsverfahren $\varkappa$ dennoch ein unabhängiges plasmonisches Element.

Die Geschwindigkeit der Reproduktion von $\varkappa$ ist unabhängig von der Teilungsgeschwindigkeit der Zelle selbst. Jedenfalls können diese beiden Vorgänge durch äußere Einwirkungen, vor allem Temperatureinflüsse, so verändert werden, daß einerseits die $\varkappa$-Reproduktion ständig hinter der Teilungsrate zurückbleibt und schließlich ganz ausfällt, und andererseits die Reproduktion von $\varkappa$ so überwiegt, daß sie bei gleichbleibender Teilungsrate ständig zunimmt. Man hat aus diesen Versuchen Schlüsse auf die Natur des $\varkappa$ ziehen können. Es hat sich erwiesen, daß es sich hier um unterscheidbare Partikel[1] bestimmter Größe handelt, von deren Menge je *Paramaecium*-Zelle der Effekt entscheidend bestimmt wird.

Endlich hat auch noch ein meiner Ansicht nach ganz entscheidender Versuch gemacht werden können. SONNEBORN berichtet, daß sich von normalen $\varkappa$-freien Zellen dieses Zellelement aus zerriebenen „killers" aufgenommen werden kann; freilich geschieht das nur dann, wenn sich $\varkappa$ in *sehr* hoher Konzentration findet und sich zugleich in der Lösung nur ganz wenige Zellen befinden.

Uns scheint gerade dieser letzte Versuch von entscheidender Bedeutung zu sein; denn daraus geht hervor, daß die $\varkappa$ genannten Partikel auch eine Selbständigkeit über das Leben der Zelle hinaus besitzen. So wird man für diese Aufnahme in vitro durchaus auch wohl die Bezeichnung „Infektion" verwenden können, und es ist wohl kein Zweifel, daß der bei *Paramaecium* konstatierte Fall einer genetisch gesteuerten Virose nahesteht. Dadurch wird er besonders interessant, zumal man sich fragen muß, ob und wie weit die außerkaryotische Vererbung überhaupt unter diesem Gesichtspunkt anzusehen ist.

Zur Klärung dieser Frage sind von verschiedenen Seiten Versuche unternommen worden. So haben vor allem RHOADES (1933) mit seinem pollensterilen Mais sowie ROSS (1941) mit gestörten Epilobien ebenfalls versucht, das plasmonische Element aus zerriebenen Pflanzen auf solche anderer „normaler" Sippen zu übertragen. Das ist in keinem Fall gelungen. Allein ein Experiment von L'HÉRITIER und DE SCOEUX (1946) wäre allenfalls noch hierher zu stellen, die CO_2-Sensibilität bei *Drosophila* durch Transplantation haben übertragen können. Da sich dieses Experiment freilich nicht hat reproduzieren lassen, so bleibt die Frage nach der Übertragbarkeit der CO_2-Sensibilität noch offen.

Selbst wenn wir unterstellen, daß das Transplantationsexperiment bei *Drosophila* gelungen wäre, so braucht es noch nicht absolut als beweisend für viröse Infektion angesehen werden; ist es doch F. v. WETTSTEIN und PIRSCHLE (1938) gelungen, bei *Petunia* durch Transplantation, besser gesagt Pfropfung, die Auswirkungen eines karyotischen Erbfaktors zu übertragen, was durch die Einwirkungen von Genstoffen erklärbar ist. So bleibt also der *Paramaecium*-Fall noch isoliert; doch ist er in seiner klaren Übersichtlichkeit beispielhaft. Die *Paramaecium*-Stämme von der Konstitution $KK\varkappa$ sind nach der eben entwickelten Auffassung virös. Sie sind aber in keiner Weise als „erkrankt" zu betrachten, vielmehr sind sie durch die Paramaecin-Ausscheidung und ihre eigene Resistenz gegen dieses Gift von einer gesteigerten Überlegenheit in der Konkurrenz mit anderen $\varkappa$-freien *Paramaecien* von der Konstitution kk. Diese Virose ist demnach also als eine höchst vorteilhafte Symbiose aufzufassen, für deren Genetik dieser Fall zum ersten Male ein Verständnis aufleuchten läßt.

[1] Eine kurze Arbeit von GABELMANN ist mir nur im Referat zugänglich gewesen. Es wird darin versucht, aus dem Prozentsatz von lebensfähigen Pollen bei dem pollensterilen Mais von RHOADES auf die Verteilung des „cytoplasmic factor" zu schließen, und der Versuch gemacht, diesen als eine fest bestimmte Einheit zu definieren. Ich befürchte, daß man der außerordentlichen Variabilität, die sich stets dort manifestiert, wo Differenzen in der plasmatischen Vererbung manifest werden, eine zu große Bedeutung zugemessen hat. Genau urteilen wird man freilich erst können, wenn die vollständigen Resultate vorliegen.

Der *Paramaecium*-Fall hat noch zu etwas anderem Anlaß gegeben, was wir hier auch noch zu erörtern haben. Die Tatsache, daß die plasmonischen, $\varkappa$ genannten Elemente an unterscheidbare Partikel im Zytoplasma gebunden sind, hat dazu geführt, hierfür, zugleich in der Erweiterung durch Darlington für alle selbstreproduzierenden Einheiten des Zytoplasmas, einen neuen Terminus einzuführen. Das entspricht durchaus einem wirklichen Bedürfnis; denn es ist wahrscheinlich, daß auch sonstige plasmonische Anteile mit bestimmten umfassenderen zytoplasmatischen Gegebenheiten, möglicherweise Grana oder ähnliche, vereinigt sind, so wie die Gene mit den Chromosomen. Die neugeschaffene Bezeichnung indessen „Plasmagen" scheint mir so unglücklich und zu Mißverständnissen auffordernd, wie nur irgendmöglich zu sein. Der Ausdruck „Gen" sollte genotypischen Elementen vorbehalten bleiben. Für den genetischen Teil des Zytoplasmas hat Fritz v. Wettstein jedoch schon längst den Ausdruck „Plasmon" eingeführt. Es muß den Autoren der Bezeichnung „Plasmagen" vorbehalten bleiben, den neuen Terminus sinnvoll gegen den bereits historisch gewordenen abzugrenzen!

e) Die Hefemutationen in den Experimenten Ephrussis. Wir wollen im folgenden hier noch die Versuche Ephrussis anschließen, der sich mit bestimmten Hefemutanten beschäftigt hat und deren Natur genetisch analysierte.

Ephrussi hat sowohl spontan als auch bei seinem Studium gewisser Kreuzungsnachkommen Hefen gefunden, die unter den gleichen Bedingungen wie normale besonders kleine Kolonien auf Agar formieren. Die biochemische Charakterisierung dieser Hefen zeigt, daß die Ursache für diese Besonderheit nicht etwa die Zellgröße, sondern vielmehr der Verlust der Fähigkeit zur Zuckerveratmung ist: die Hefen können sich nur noch so verhalten, als lebten sie unter anaeroben Bedingungen, d. h. sie können nur noch den Zucker vergären. Dieser Defekt beruht auf dem Fehlen zweier Atmungsfermente, der Zytochromoxydase und der Succino-Dehydrase. Solche Hefen von dem Typus der „petite colonie" werden nun eingehend genetisch analysiert. Er findet zwei Typen, einmal einen, bei welchem nach der Kreuzung groß × klein nachher die Isolation der Ascosporen aus dem Ascus stets das Verhältnis 2:2 große und kleine Kolonien gibt, also als einwandfrei karyotisch bedingt angesehen werden muß. Der andere Typus läßt sich folgendermaßen charakterisieren: bei der Kreuzung groß × klein sind die Nachkommen der Ascosporen nahezu vollständig groß; nur 5 von 590 zu Kolonien herangezogenen Sporen gaben kleine Kolonien. Zur Deutung wird angenommen, daß ein karyotischer Erbfaktor für die Enzymbildung verantwortlich ist und daneben auch ein plasmatischer. Ersterer kann mutieren, letzterer ebenfalls: in beiden Fällen kommt die Enzymbildung nicht mehr zustande. Es werden zahlreiche sorgfältig ausgedachte Kreuzungen angeführt, um diese eben angeführte Deutung zu beweisen, was in vollem Umfange gelingt. Bei der Hefe haben wir es mit Somatogamie zu tun: es muß also Plasmogamie zu gleichen Teilen von beiden Sexualpartnern gegeben sein. So ist es zu verstehen, daß die plasmonische Grundlage auch bei dem Defekt in einem Elter dennoch für beide ausreicht, d. h. also für alle 4 Ascosporen. Umgekehrt: Ephrussi hat nachweisen können, daß die 5 auf 590 Zellen, welche ebenfalls kleine Kolonien lieferten, im plasmatischen Faktor abweichend waren, so ist also die Menge des von einem Elter in die Zygote eingebrachten plasmonischen Anteils bereits an der Grenze: in den 5 eben angeführten Fällen ist eine Ascospore nicht mehr damit versehen worden.

Ephrussi hat diese Untersuchungen mit so besonderer Sorgfalt angestellt, weil schon früher die Meinung aufgetaucht war, es handle sich bei den Erblichkeitserscheinungen unter den Hefen um die Mitwirkung des Plasmons. Indessen hat ein einwandfreier Beweis dafür bisher noch nicht vorgelegen, es haben sich die Resultate immer wieder als karyotisch bedingte erklären lassen. Die hier vorliegenden Befunde dürften diesen einwandfreien Beweis nunmehr geliefert haben.

Wir haben es also mit einem ähnlichen Fall der Zusammenarbeit von Genom und Plasmon zu tun, wie bei *Streptocarpus* und *Paramaecium*. Wir bringen ihn in einem gesonderten Abschnitt, einmal weil die Charakterisierung der plasmonischen Komponente soweit vorgetrieben ist, daß sie sich als die isolierbare Trägersubstanz zweier Fermente dartut, zum anderen, weil dieser Befund von EPHRUSSI eine ganz besondere Bedeutung im Zusammenhang mit der Frage nach der Mutabilität des Plasmons gewonnen hat. Wir werden dort darauf zurückkommen.

f) Die genetische und entwicklungsphysiologische Bedeutung von Genom und Plasmon. Wenn wir zum Schluß dieses Abschnittes nun kurz zusammenfassen wollen, was bisher über die Zusammenarbeit von Genom und Plasmon als bewiesen angenommen werden kann, so ist folgendes zu sagen. In der karyotischen Vererbung werden die isolierbaren und kombinierbaren Einzelgene in den Chromosomen und Kernen von Generation zu Generation übertragen. Der mitotische Mechanismus sorgt für die Konstanz bei der Übertragung, der meiotische hingegen für Umkombination und Austausch. Im Plasmon wird außerkaryotisch mit derselben Konstanz wie die Gene durch die Kerne hier nun die Manifestationsmöglichkeit der Gene ebenfalls von Generation zu Generation übertragen. Soweit reicht der Umfang dessen, was wir streng genommen unter dem Begriff der Vererbung verstehen. Die Frage nach der Merkmalsbestimmung ist, wie oben bereits angedeutet, der erste Schritt in die Entwicklungsphysiologie.

Zu ihrer Manifestation in einer neuen Generation bedürfen die Gene einer plasmonischen Komponente, die ihnen spezifisch zugeordnet ist. Unter spezifisch haben wir hier zu verstehen, daß ein bestimmtes Plasmon *die Manifestation einer bestimmten Serie von Genen im Vergleich mit einem anderen Plasmon fördert, verändert oder bis zur Ausschaltung hemmt.* So angesehen kann man weder einem Gen im Genom noch einem Plasmon eine bestimmte Außeneigenschaft, ein Merkmal, ausschließlich zuordnen; vielmehr ist sie von dem Zusammenwirken beider Komponenten abhängig. Man hat diese Relativität des Phänotyps gegenüber dem Genotyp früher gewiß ebenso beachtet, jedoch ausschließlich auf die Außenbedingungen bezogen. Die Relation zu den Außenbedingungen bleibt nach wie vor bestehen und das Plasmon als besondere Komponente kommt nun noch hinzu, wodurch das Gesamtsystem einer Entwicklung sich gehörig kompliziert. Abgesehen von der wohlbekannten allgemeinen Variabilität läßt sich nachweisen, daß das, was wir die plasmonisch bestimmte Entwicklungstendenz nennen, außerordentlich modifikabel durch äußere Bedingungen ist.

3. Die Veränderlichkeit des Plasmons.

Wir haben im ersten Abschnitt erneut dargetan, daß, mit den verschiedensten Methoden nachweisbar, die relative Konstanz des plasmatischen Anteils am genetischen System eines Organismus als völlig analog zu der des Genoms angesehen werden muß. Dementsprechend ist nun zu fragen, ob sich auch eine *Veränderlichkeit* des Plasmons im gleichen Sinne wie bei dem Genom, also etwa in dem einer Mutabilität[1], feststellen läßt. Mancherlei Beobachtungen und Über-

[1] Die Arbeit von RHOADES "Genic induction of an inherited cytoplasmic difference" wollen wir hier nicht behandeln. Es dreht sich dabei um die Induktion einer in den Plastiden liegenden Differenz durch den Kern. Wir haben es vermieden, in dieser Arbeit auf die Verhältnisse bei den Plastiden einzugehen. Sie sind überaus kompliziert, wie zahlreiche Arbeiten von CORRENS über RENNER zu NOACK zeigen, die RHOADES offenbar unbekannt geblieben sind.

legungen deuten darauf hin, daß dem so ist. So hatte v. Wettstein bei den Moosen konstatiert, daß die plasmonischen Differenzen in der Reihenfolge Sippe-Art-Gattung zunehmen. Und wir selbst hatten festgestellt, daß die Unterschiede in den Plasmonen, welche auf die Geschlechtsbestimmung bei *Streptocarpus* Bezug haben, mit der Artdifferenzierung entstanden sein müssen. Besonders wichtige Feststellungen in dieser Hinsicht machten darüber hinaus Schwemmle 1927 und Michaelis neuerdings ganz ausführlich, wonach plasmonische Unterschiede, die im Zusammenwirken mit bestimmten Genomen zu ganz eingreifenden Merkmalsdifferenzen und besonderen Wuchsausprägungen führen können, bereits bei einzelnen Sippen der *Epilobien*-Arten bestehen. So ist also anzunehmen, daß eine Veränderlichkeit vorhanden ist, die man zu den Mutabilitäten der Genome in Relation setzen kann. Es fragt sich nun, was für empirische Befunde liegen gerade hinsichtlich dieses Vergleiches genomatischer und plasmonischer Mutabilität vor?

1944 publizierte Kappert Untersuchungen über die Geschlechtsvererbung bei *Aquilegia*. Er griff dabei auf die älteren Arbeiten von Skalinska zurück, welche sich schon mit Artkreuzungen innerhalb der Gattung *Aquilegia* beschäftigt hatte und reziproke Verschiedenheiten feststellte. Das Entscheidende an den Versuchen Kapperts ist nun, daß er in seinen Kulturen von *Aquilegia vulgaris* eine einzelne Pflanze auffand, die im männlichen Geschlecht steril war und auch in der Blütengröße von den übrigen abwich. Die Kreuzung in verschiedenen aufeinanderfolgenden Generationen mit normaler zwittriger *Aquilegia vulgaris* ergab das Resultat, daß der hier aufgefundene Typus plasmonisch bedingt ist, und damit ist also eine spontane Plasmonmutation konstatiert worden.

Ein genauer Vergleich der beiden oben genannten Phänomene sollte außerdem bei *Streptocarpus* in allen Einzelheiten ausgearbeitet werden. Der Bombenschaden hinderte die letzten Ausarbeitungen, und darum fehlt bisher auch eine Publikation in aller Form. Indessen lassen sich doch die Umrißlinien des geplanten Versuches angeben, aus denen sowie aus einigen meiner Versuchsdaten dennoch für das hier vorliegende Problem Wesentliches entnommen werden kann.

In dem Abschnitt über die Zusammenarbeit von Genom und Plasmon haben wir den genomatischen und plasmonischen Unterschied von *Streptocarpus Wendlandii* und *Str. Rexii* hinsichtlich der Blütenausbildung erörtert. Diese kann entweder normal sympetal oder aber schlitzblütig sein. Letzteres ist allein der Fall bei der Zusammenarbeit des rezessiven Erbfaktors *schiz* aus dem *Str. Rexii* mit dem Plasma des *Str. Wendlandii*. So ist also in *Str. Wendlandii* die plasmatische Konstitution für die Ausbildung der Schlitzblütigkeit gegeben, in *Str. Rexii* die genomatische. *Str. Rexii* ist homozygotisch im Faktor *schiz*, besitzt aber nicht das maßgebliche Plasmon. Wenn man nun Nachkommenschaften in größerer Anzahl auf das Auftreten *spontaner* Schlitzblütigkeit hin untersucht, dann muß, um das Auftreten dieser Erscheinung bei *Streptocarpus Wendlandii* zu gewährleisten, dessen in $^{+}$*schiz* homozygotes Genom im Sinne *schiz* mutiert sein, um hingegen dieselbe Erscheinung in den Nachkommenschaften von *Streptocarpus Rexii* zuwege zu bringen, muß das Plasmon mutiert sein; denn *Str. Rexii* ist, wie gesagt, im Faktor *schiz* ja bereits homozygotisch.

Im Laufe der Zeit zwischen 1934 und 1944 wurden von mir im ganzen die Nachkommenschaften von *78 Streptocarpus Wendlandii*-Pflanzen aufgezogen. Sie erwiesen sich zumeist als äußerst gleichförmig; die Mutationsneigung ist gering. Unter unwesentlichen Abänderungen fand sich jedoch einmal eine Pflanze vor, die im Faktor *schiz* heterozygotisch war und deren Nachkommenschaft nach $^{+}$*schiz schiz* spaltete, genau wie der Bastard *Str. (Wendlandii* × *Rexii)*. Wie oben schon gesagt, erfolgte diese Beobachtung im Sommer 1944; im folgenden November gingen meine Kulturen zugrunde. So konnte die Nachkommenschaft und die Kreuzung dieser Pflanzen mit *Str. Rexii* nicht mehr beobachtet werden. Man kann aber den Schluß aus dem Befund ziehen, daß $^{+}$*schiz* nach *schiz* relativ leicht mutiert.

Von *Streptocarpus Rexii* wurden aus einem bestimmten Grunde in dem gleichen Zeitraum ungleich viel mehr Nachkommenschaften aufgezogen als von *Str. Wendlandii*. Es waren im ganzen nach meinen Protokollen 958, so daß rund 20000 *Rexii*-Pflanzen zur Beobachtung kamen. Keine von diesen hat aber jemals das Merkmal der Schlitzblütigkeit gezeigt. Daraus ist also nach der obigen Ableitung zu schließen, daß das Plasmon in seiner Eigenschaft, die Manifestation des Faktors *schiz* zu verhindern, stabil und ungeändert geblieben ist. Die spontane wie röntgeninduzierte Mutationsrate hinsichtlich des Genomanteiles von *Str. Rexii* liegt auch nicht eben hoch, die spontane dürfte mit 0,3% fast noch etwas hoch beziffert sein. Es sind aber unter den oben angegebenen Aufzuchten eine ganze Reihe von genomatischen Mutationen gefunden worden, von denen aber nur wenige weiter ausgearbeitet werden konnten.

Aus diesen allerdings fragmentarischen Befunden kann man schließen, daß Veränderungen im Plasmon etwa im gleichen Sinne wie genomatische Mutationen, die theoretisch gefordert werden müssen — man bedenke die von Michaelis konstatierten plasmonischen Sippendifferenzen von *Epilobium hirsutum* —, zum mindesten sehr selten sind, nicht in der gleichen Größenordnung auftreten wie die Mutationen im Genom. *So angesehen erweist sich also das Plasmon als das stabilere genetische Element als das Genom.*

Diese Auffassung stimmt auch gut mit dem aus der Biophysik bekannten Befund überein, wonach hohe Dosen von Röntgenstrahlen die Zellkerne irreversibel schädigen, das Zellplasma dagegen noch intakt lassen. Darauf beruhen ja die bekannten Versuche, durch Röntgeneinwirkung auf den Pollen die generativen Kerne zum Absterben zu bringen, aber dennoch mit noch funktionierenden Pollenschläuchen durch Stimulation eine Entwicklungsanregung haploider Eizellen zu erreichen.

Hier haben wir nun die im vorigen Abschnitt behandelten Versuche Ephrussis an den Hefen einzuschalten. Er hat eine Induktion plasmonischer Mutationen erreicht, die er als eine „mutation spezifique" bezeichnet. Diese Induktion ist durch Chemikalien erfolgt, und zwar durch Euflavin und Acriflavin, Farbstoffe, die sowohl in der Medizin als auch als mitosehemmende Substanzen eine Rolle spielen.

Es wurden normal wachsende Hefen (Bäckerhefe) in eine Lösung von äußerst geringer Konzentration von Euflavin gebracht und dann die Sprossung der Zellen mikroskopisch beobachtet. Sodann wurden die Mutter- und Tochterzellen isoliert und ebenso deren weitere Nachkommen. Es zeigte sich nun, daß nie unter den Mutterzellen, wohl aber unter den Tochterzellen bzw. deren Nachkommen enzymfreie Hefen auftraten. Daraus ist zu schließen, daß durch die Einwirkung des Euflavins zwar die plasmonische Komponente der oben charakterisierten Enzymbildung nicht zerstört, wohl aber soweit in der Selbstreproduktion gehindert wird, daß sie nicht mehr auf die Tochterzellen weitergegeben werden kann. Praktisch entstehen also nach dieser Einwirkung plasmonische Mutanten in großer Zahl.

Dieselbe Einwirkung ergibt die Verwendung von Acriflavin: Bei einer Aufzucht von Hefen, die spontan nur gelegentlich „petites colonies" abspalten, in einer Konzentration von Acriflavin von 1:100000 ergab sich eine starke Erhöhung der spontanen Rate, bei einer solchen von 1:10000 wurden sämtliche Zellen, genauer gesagt alle leicht isolierbaren Zellkomplexe, in solche umgewandelt, die kleine Kolonien bilden. Die genetische Analyse der hieraus erhaltenen Hefetypen hat sich noch nicht durchführen lassen. Die Annahme ist aber wohl berechtigt, daß es sich hier um eine Einwirkung auf den plasmatischen Anteil handelt.

Wenn man diese hier vorliegenden Resultate als eine Plasmonmutation auffaßt, dann ergeben sich sogleich beträchtliche Schwierigkeiten. Einmal wäre hier eine Labilität zu konstatieren, die ganz ungewöhnlich ist, zugleich eine Spezifität in Abhängigkeit offenbar von den Flavinen, die ebenfalls sonst noch nirgends konstatiert wurde. Gerade im Vergleich mit den eben angeführten Befunden bei *Streptocarpus* würde damit dem Plasmon eine ungewöhnlich gesteigerte Labilität

im Gegensatz zu den karyotischen Elementen zukommen, die bei diesen noch unbekannt ist. So muß man sich entschieden fragen, ob es sich hier wirklich noch um eine Veränderung des genetisch-plasmonischen Anteils handelt, die man mit Recht als eine Mutation bezeichnen kann, oder ob nicht dieses plasmatische Element, welches Ephrussi in seinen Versuchen aufgewiesen hat, schon einen erheblichen Schritt weiter in die Entwicklungsphysiologie der Zelle hinein bedeutet und nicht eigentlich mehr das genetische Material betrifft. Die Einwirkung der Flavine würde in diesem Fall lediglich eine Blockierung in der Auswirkung des genetischen Systems bedeuten. Daß es solche Blockaden gibt, liegt auf der Hand; sie von „echten" Mutationen zu unterscheiden, ist ungemein schwierig. Ein Moos beispielsweise, das zu alleiniger vegetativer Fortpflanzung seines Gametophyten übergegangen ist, wird niemals mehr die für den Sporophyten verantwortlichen Gene entfalten. Man kann es hinsichtlich seiner sexuellen Sterilität durchaus als mutiert bezeichnen, nicht aber bezüglich seiner Sporophytengene. Diese sind allein entwicklungsphysiologisch blockiert wie in jedem Moosgametophyten und bestimmt *nicht* durch die Wirkung eines Plasmons! Gewiß ist das Beispiel im Hinblick auf die Hefe-Experimente schief; doch soll es ja auch nur das Phänomen entwicklungsphysiologischer Blockierung von genetischen Elementen überhaupt aufweisen und zugleich dartun, daß es sich hier um Probleme handelt, die erst in den Anfangsstadien ihrer Behandlung stehen.

Wir haben uns nun weiterhin mit einer Veränderungsweise des Plasmons zu beschäftigen, die zum erstenmal von Harder 1927 aufgefunden wurde.

Harder wandte, um plasmonische Einflüsse zu konstatieren, bekanntlich eine überaus interessante Technik an. Er entfernte aus einem durch Kopulation paarkernig gewordenen Mycel kurz nach einer konjugierten Teilung bei den Basidiomyceten *Schizophyllum commune* und *Pholiota mutabilis* einen Kern durch Anstechen der Schnalle unmittelbar vor ihrer Fusion mit der basalen Zelle und aller übrigen Zellen mit Ausnahme der nunmehr einkernigen basalen. Auf diese Weise erhielt er Pilzstämme mit einem haploiden Kern, aber den Plasmen beider Eltern. Da er bei *Pholiota mutabilis* zwei Formen miteinander kreuzen konnte, die sich deutlich in habituellen Eigenschaften des Mycels unterscheiden, so war sowohl durch den Vergleich der normalen sexuellen Nachkommen untereinander wie auch durch denjenigen der artifiziell hergestellten haploiden eine genetische Analyse möglich. Diese ergab, daß Sexualität, Schnallenbildung und noch einige andere Eigenschaften karyotisch bedingt sind. Dazu gehören auch die habituellen Eigenschaften, die das Aussehen des Mycels bestimmen. Harder konnte dafür eine polyfaktorielle Spaltung nach erfolgter Konjugation und Meiosis verantwortlich machen. Darüber hinaus ließ sich jedoch bei den künstlichen Haploiden zeigen, daß noch eine plasmonische Komponente dabei mitwirkt. Alle Haploiden von *Pholiota* besaßen lediglich denselben Kern, was am sexuellen Verhalten konstatierbar war, da der andere, ebensooft in besonderen Haplonten isolierte, offenbar in dem Mischplasma nicht lebensfähig ist. Trotzdem zeigten sie als Haplonten vor der Kernkonjugation und Meiosis isoliert, also bevor eine karyotische Umkombination möglich war, dennoch verschiedene Wuchsformen. Es war anfänglich stets ein intermediärer Typus erkennbar, der nach einer längeren Wachstumsdauer entweder annähernd konstant blieb, oder sich — was häufiger der Fall war — dem Typus des einen oder des anderen Elters anglich.

Dieser Befund von Harder ist nur durch eine ungleiche Verteilung der beiden von den Sexualpartnern übernommenen Plasmen erklärbar. Dafür, daß eine solche ungleiche Verteilung stattfinden kann, lassen sich gerade bei den Basidiomyceten zahlreiche entwicklungsgeschichtliche Momente anführen.

Einmal handelt es sich bei der Somatogamie der Basidiomyceten in der Konjugation der Mycelien vermutlich um einen massiven Plasmaübertritt, wobei es bis heute unklar ist, welche Anteilmengen von dem einen oder anderen Elter geliefert werden. Sodann erfolgt nach Lehfeld die Bildung der Schnallen nach der Konjugation erst in einiger Entfernung von der Verschmelzungsstelle. Dabei werden die Querwände zwischen der Stelle der Anastomose und

den ersten Schnallen teilweise aufgelöst; dabei wandern anscheinend einer oder mehrere Kerne durch eine Reihe von Zellen hindurch, was nach HARDERS Meinung allein durch intensive Plasmaströmungen möglich ist. So ist es also durchaus wahrscheinlich, daß in einem endgültigen synkaryophytischen Schnallenmycel in den einzelnen Zellen ganz verschiedene Anteile der beiden elterlichen Protoplasmen vorhanden sind. Demnach können also die operativ gewonnenen Haplonten, selbst wenn sie von ein und demselben diploiden Schnallenmycel stammen sollten, einen verschiedenen Anteil der beiden elterlichen Plasmone besitzen.

Daß die Phänotypen, die diesen Anteilen entsprechen, erst nach einer gewissen Wachstumszeit des wieder haploid gewordenen Mycels endgültig zutage treten, erklärt HARDER mit dem Abklingen des Einflusses des operativ entfernten Kernes. Es ist natürlich darüber hinaus ebenso möglich, daß bei dem vegetativen Wachstum durch die Zellteilung eine verschiedenartige Verteilung des Zytoplasmas und damit auch der beiden plasmonischen Anteile erfolgt.

Das Problem, welches hier zum ersten Male sichtbar wird, ist *das einer plasmonischen Heterozygotie und ihrer Folgen*. Es ist von besonderer Bedeutung, daß das HARDERsche Objekt ein Pilz, also frei von Plastiden ist, so daß hier kein Zweifel darüber bestehen kann, daß sich die hier beobachtete „Mischung und Verteilung" allein im Bereich des Plasmons abspielt.

So müssen wir uns darüber im klaren sein, daß die beiden Bereiche der karyotischen und außerkaryotischen Vererbung erstaunliche, erst ganz allmählich übersehbare Parallelen aufweisen. Bei karyotischer Vererbung führt die Karyogamie des Konjugationsvorganges zur Heterozygotie der Genome, je nachdem mit dominantem oder intermediärem Verhalten in der phänotypischen Auswirkung; es führt weiter die Mitose als Kernteilungsmechanismus zur Konstanz, der Mechanismus der Meiosis dagegen zu Spaltung und Umkombination mit den entsprechenden phänotypischen Korrelaten. Im Bereich der *außerkaryotischen Vererbung kommt durch die Plasmogamie eine plasmonische Heterozygotie zustande*, deren phänotypisches Korrelat höchstwahrscheinlich von der Quantität der beiden Anteile in einer freilich sehr schwer übersehbaren Weise mitbestimmt wird. *Es führt sodann der Mechanismus der Zellteilung* — wobei sich vermutlich Mitosis und Meiosis nicht unterscheiden — *sowohl zu konstanter Stabilität wie auch zur Entmischung der plasmonischen Heterozygotie mit nachfolgender Stabilisierung*. Der Umschlag des einen in das andere Verhalten ist offenbar höchst labil. Das Studium seiner Bedingungen, erst im gegenwärtigen Stadium der Forschung beginnend, ist eine höchst aktuelle Aufgabe!

Ohne weiteres ist einleuchtend, daß das Phänomen der Plasmogamie im siphonogamen Konjugationsvorgang der Blütenpflanzen nicht von beiden Eltern den gleichen plasmatischen Anteil in die Zygote bringt, wie bei jeglicher Form von Isogamie. Auf dem Vorhandensein von einschneidenden Differenzen in dieser Hinsicht beruht ja überhaupt die Demonstration plasmonischer Unterschiede durch den Vergleich reziproker Kreuzungsserien. Für das vorliegende Problem muß zunächst klargestellt werden, ob bei den Blütenpflanzen überhaupt eine nennenswerte Plasmogamie besteht, oder ob durch den Pollenschlauch faktisch nur die generativen Kerne in die Zygote schlüpfen? Daß außerkaryotische Elemente aus dem Pollenschlauch in das Ei dringen, erweisen die väterlichen Plastiden, die sich bei Differenzen unter diesen und den mütterlichen in wechselnder Häufigkeit, doch meist nur in geringem Maße in den Bastarden nachweisen lassen (vgl. MICHAELIS 1935 und 1949). So ist es wohl sicher, daß auch plasmatische Substanz und damit ein plasmonischer Anteil vom Vater, vermutlich in ebenso wechselnder Menge, in die Nachkommenschaft mit eintritt. Die Voraussetzung für Plasmogamie und plasmonische Heterozygotie dürfte also wohl

gegeben sein. Freilich wohl nicht stets und vermutlich in den meisten Fällen schnell — das heißt, nach wenigen Zellteilungen — wieder ausgeschaltet. Sehen wir nun das empirische Material in dieser Hinsicht an.

Schon 1935 hat MICHAELIS bei *Epilobium* einen Vergleich durchgeführt zwischen der Vererbung der Grün-Weiß-Scheckung, hervorgerufen durch abweichende Plastiden, und einer „Scheckung" in der Ausbildung der Fertilität, hervorgerufen durch „Plasmamischung", also wie wir es oben bezeichneten, „plasmonische Heterozygotie" mit nachfolgender „Entmischung".

Deutlicher sichtbar geworden ist das Phänomen freilich erst in neueren Arbeiten, wie in der Arbeit von BRÜCHER 1940. Er experimentierte mit dem Bastardpaar zwischen *Epilobium hirsutum* × *parviflorum*. Bei der Verwendung bestimmter Rassen von *E. hirsutum* und *parviflorum* finden sich sehr eingreifende Differenzen unter den beiden Reziproken. Bei Verwendung des *E. hirsutum* als Mutter werden sehr schwere Entwicklungsstörungen kenntlich, so daß die Pflanzen nur wenige Zentimeter hohe Zwerge mit verkrümmten Blättern darstellen, während die Pflanzen mit dem *parviflorum*-Plasma normal entwickelt sind und reichlich blühen.

BRÜCHER konnte nun konstatieren, daß Seitenzweige solcher schwer deformierten Bastarde vielfach normalwüchsig waren, sogar Blüten hervorbrachten, die ein normales Gynaezeum besaßen, das nach Bestäubung mit *E. parviflorum* Samen ansetzte, aus denen normalwüchsige Nachkommen hervorgingen. Stecklinge dieser „normalisierten" Sprosse wurden überwintert und zeigten im nächsten Jahr nicht die geringsten Hemmungserscheinungen mehr, sondern entwickelten sich zu völlig normalen Pflanzen, die in jeder Beziehung der reziproken glichen, wie BRÜCHER an genauen Messungen feststellen konnte. „Gehemmte" Pflanzen entwickelten nach Überwinterung im nächsten Frühjahr an verdickten gehemmten Sprossen Seitenknospen, aus denen wiederum normale Sprosse hervorgingen. Versuche von BRÜCHER, die „Normalisierungen" zu steigern, ergaben kein besonderes Resultat.

BRÜCHER interpretiert diese Befunde ebenfalls als „plasmatische Heterozygotie", hervorgerufen durch den Übertritt von Plasma aus dem Pollenschlauch und nachfolgende „Entmischung". Wesentlich erweitert und ausgearbeitet ist das empirische Material dann durch MICHAELIS und ROSS (1943), später durch MICHAELIS allein (1949). Beide Autoren verwendeten einen wesentlich umfänglicheren Pflanzenbestand: sie kreuzten 3 Sippen von *E. hirsutum* und 36 von *E. parviflorum* untereinander. Damit hat sich nun dieser eigenartige „Normalisierungsvorgang" sehr viel genauer aufweisen lassen.

Die wichtigsten Resultate lassen sich kurz folgendermaßen zusammenfassen. Die Bastarde beispielsweise mit *E. hirsutum* Jena oder Essen als Mutter und der *E. parviflorum* von Tübingen als Vater sind schwergehemmte Zwergpflanzen, polsterförmig im Wuchs und von 2—10 cm Höhe. Schon im ersten Jahr zeigen sich an diesen Rosetten mancherlei normale Sprosse. Im Anschluß an allerhand äußere Einwirkungen, wie besondere Tageslänge und extreme Temperaturen stellen sie sich in größerer Zahl ein. Die meisten davon sind rein modifikativ, deren vegetative und sexuelle Nachkommen denselben Störungsgrad aufweisen wie die Ursprungsformen.

Sehr viel bedeutungsvoller sind die konstanten Abänderungen. Diese entstehen nicht ganz ausschließlich, doch vorzugsweise unter den Klimabedingungen des Winters. Diese abgeänderten Formen sind weiterhin bei vegetativer Fortpflanzung konstant, doch können an ihnen sekundäre Variationen auftreten, deren Erscheinen ebenso durch die Einwirkung des Winters gefördert wird. Dabei konnte MICHAELIS eine ganze Reihe von Typen unterscheiden, die im einzelnen beschrieben und benannt werden. Bedeutungsvoll ist weiter, daß die sekundären oder tertiären Abänderungen, die aus diesen verschiedenartigen Typen entstehen, weitgehend übereinstimmen. MICHAELIS nennt schließlich nur noch zwei: *transformatum* und *adaequatum*, die beide vegetativ unter sich und mit dem reziproken Bastard gleich sind und sich nur noch in der Pollensterilität unterscheiden. Es haben sich auch die Erblichkeitsverhältnisse durch Bearbeitung der sexuellen Nachkommenschaften klären lassen.

Zwar sind die meisten blühenden Pflanzen so weitgehend pollensteril, daß sich kaum brauchbare Abkömmlinge aus Selbstbestäubung aufziehen ließen. Doch konnte durch Einkreuzung anderer Epilobien einige Einsicht gewonnen werden. Das Vorhandensein der Hemmung und die einzelnen Normalisierungstypen sind plasmatisch bedingt; sie werden

hauptsächlich durch die Mutter übertragen. Die einzelnen Komponenten dieser Typen können dabei aufspalten. Es lassen sich z. B. bei der „*irregulare*" Abänderung in der Nachkommenschaft die vegetativen Störungen von der Pollensterilität abtrennen und mit Pollenfertilität kombinieren. Dieser Befund zeigt, daß auch an diesen Phänomenen verschiedenartige Genmanifestation in unterschiedlichen Plasmen beteiligt ist.

Die Deutung dieses empirischen Materials ist nicht ganz einfach. Daß sich die Befunde vorläufig im wesentlichen auf die *E. hirsutum-parviflorum*-Bastarde beschränken braucht kein Hindernis dafür zu sein, ihnen dennoch allgemeine Bedeutung zuzuerkennen. Vermutlich wird man, einmal darauf aufmerksam geworden, nun auch bei anderen geeigneten Objekten dasselbe konstatieren. MICHAELIS deutet auch schon etwas Derartiges an.

Für eine theoretische Beurteilung muß die Frage nach der plasmonischen Heterozygotie und deren Folgen im Vordergrunde stehen. MICHAELIS setzt sich in seiner Arbeit von 1949 auch damit auseinander, um die Vorstellung dann abzulehnen. Es ist notwendig, seine Argumentationen, denen wir uns nicht anschließen können, einer genauen Prüfung zu unterziehen. Er weist darauf hin, daß prinzipiell zwei Möglichkeiten bestehen, einmal daß mutative Prozesse im Spiele sind, zum anderen, daß eine „Plasmonumkombination" nach vorhergegangener Mischung die Ursache sei, also das, was wir vorhin „plasmonische Heterozygotie und ihre Folgen" nannten. Mutative Prozesse sind, wie wir sahen, außerordentlich selten, so daß deren plötzliche ungeheuerliche Häufung wiederum eine besondere Ursache haben müßte. So dürfte es zweckmäßig sein, erst die Möglichkeit plasmonischer Heterozygotie näher zu beleuchten.

Daß eine Plasmaübertragung aus dem Pollenschlauch gegeben sein kann, ist längst nachgewiesen. Über das jeweilige Ausmaß ist nichts auszusagen. MICHAELIS führt zwei Versuche an, die seiner Meinung nach für sein Material *dagegen* sprechen. Er hat nach langer Bemühung ein weißbuntes *E. parviflorum* gefunden und damit nun *E. hirsutum* Essen bestäubt. Dabei findet er unter 247 Bastarden keine weißbunten. Daraus schließt er, daß die Übertragung mindestens von Plastiden aus dem Pollenschlauch sehr selten ist. Selbst wenn das zuträfe — auch das ist nicht völlig klar, weil hier die Genetik und Entwicklungsphysiologie der Weißbuntheit bei *E. parviflorum* ungeprüft bleiben mußte — ist es, wie MICHAELIS selbst sagt (S. 83) „mißlich, aus der Häufigkeit des Plastidenübertritts auf die Häufigkeit des Plasmaübertritts zu schließen". So kann dieser Versuch wohl kaum als negativer Beweis angesehen werden. Einem zweiten Versuch schreibt MICHAELIS selbst eine wesentlich größere Beweiskraft zu als jenem ersten. Er hat festgestellt, daß die Pollenkörner von *E. parviflorum* deutlich kleiner sind als die von *E. hirsutum*. Infolgedessen reichen ihre Reservestoffe nur aus, um in dem längeren *hirsutum*-Fruchtknoten die Samenanlagen der oberen Hälfte zu erreichen. Aus diesem Grunde nimmt er an, daß der Übertritt von Pollenschlauchplasma von dem Gehalt des Pollenschlauchs an Reservestoffen und Plasma beeinflußt wird und daß dieser in einem Zusammenhang mit der Weglänge des Pollenschlauchs steht. Prüft er aber die Pflanzen, die aus verschiedenen Fruchtknotenhöhen stammen, auf die Häufigkeit und Art der Varianten, so findet er keinen Unterschied. Daraus schließt MICHAELIS, daß die Variantenbildung nicht mit dem Plasmaübertritt zusammenhängen kann, sondern eine andere Ursache haben muß.

Dieser Überlegung liegt unserer Meinung nach eine wohl kaum zutreffende Voraussetzung zugrunde. Alle zytologischen Bearbeitungen von Pollenschläuchen im Griffelgewebe und Fruchtknotenwänden zeigen, daß die Plasmamenge nach vorn verlagert wird und die hinteren ausgeleerten Teile des Schlauches durch Kallosepfropfen abgeriegelt werden. Es ist nun anzunehmen, daß die Reservestoffe des Pollenkornes zur Wandbildung verbraucht werden und daß das Wachstum der Schläuche beendigt ist, wenn es an Kohlenhydraten für die Wände zu mangeln beginnt. Daß die selbstreproduktionsfähigen Eiweißstoffe dafür auch noch so weitgehend verbraucht werden sollten, daß nur noch ein Übertritt von Kernen und keiner mehr von Plasma erfolgen kann, ist mehr als unwahrscheinlich.

Diese beiden von MICHAELIS negativ bewerteten Versuche, denen wir keine Beweiskraft zubilligen können, bringen ihn dazu, seine positiven Versuche unterzubewerten. Letztere

sind nun sehr eindrucksvoll. Er hat verschiedene seiner Variantentypen sowohl mit *E. hirsutum* Essen als auch mit *E. parviflorum* gekreuzt und dabei festgestellt, daß bei der Kreuzung der Normalisierungstypen *spodiophyllum* und *vernicosum* mit *E. hirsutum* Essen sämtliche Störungen verschwinden, bei der Kreuzung mit *E. parviflorum* hingegen nehmen sie zu. Er hat ferner festgestellt, daß bei Kreuzung von *adaequatum* mit *E. hirsutum* Essen nur noch fertile Pflanzen auftreten, mit *E. parviflorum* dagegen zahlreiche pollensterile wieder entstehen. Umgekehrt verhält sich der Typus *irregulare*. Bei der Kreuzung mit *E. hirsutum* Essen sind 90% der Pflanzen gestört und nur 10% normal, bei der Kreuzung mit *E. parviflorum* ist es umgekehrt, die meisten sind normal und ganz wenige gestört. Daraus kann man schließen, daß die Merkmale, die den *spodiophyllum* und *vernicosum*-Typ hervorrufen, dem Plasmon von *E. hirsutum* Essen zuzuordnen sind und ebenso die noch vorhandene Pollensterilität des *adaequatum*-Typus, während der *irregulare*-Typ unter wesentlicher Beteiligung des *E. parviflorum*-Plasmas zustande kommen müßte.

Diese Interpretation stammt von Michaelis selbst; er glaubt sie aber dennoch als unwahrscheinlich ansehen zu müssen. Der Grund dafür dürfte einmal in den eben angeführten, von ihm negativ gedeuteten Versuchen liegen, zum anderen darin, daß Michaelis und Ross 1944 darauf aufmerksam machen, daß sie dieselben Normalisierungen wie bei *E. hirsutum* × *parviflorum* auch bei *E. hirsutum* × *montanum*-Kreuzungen gefunden haben, die *keine reziproken Verschiedenheiten* zeigen. Daraus schließen die beiden Autoren, daß hier eine Erklärung durch einen Übertritt von Pollenschlauchplasma vollkommen ausscheidet, da diese Entwicklungsstörungen allein genisch bedingt sein müssen. Daß diese Auffassung angreifbar und im Grunde genommen ein schwerwiegendes Mißverständnis ist, soll noch genauer im letzten Abschnitt unseres Aufsatzes erörtert werden. *Wir glauben grundsätzlich bei jedem Merkmal, das als sogenannte „Bastardeigenschaft" auftritt und keine Beziehung auf die Merkmale der Eltern erlaubt, annehmen zu müssen, daß ihm eine Veränderung der merkmalsbestimmenden Reaktion von Genom und Plasmon zugrunde liegen kann.* Die Erweiterung dieser Betrachtungsweise auch auf „Bastardeigenschaften", die sich an den Reziproken mindestens qualitativ gleichsinnig manifestieren, hat faktisch schon Michaelis selbst empirisch vorbereitet; seine *Epilobium luteum-hirsutum*-Bastarde sind *beide* im männlichen Geschlecht steril. Und die quantitative Differenz *kann* ein Zufall sein. Erst mit der eben gegebenen Einsicht kommen wir zu einer wirklich tragfähigen Auffassung der außerkaryotischen Vererbung überhaupt. Diese Konsequenz nicht gesehen zu haben, führt Michaelis für den hier vorliegenden Fall zu der Aussage: die zur Zeit wahrscheinlichste Hypothese über die Entstehung der Plasmonabänderungen sei (1950, S. 83), „daß sie durch den Genotyp der *hirsutum* × *parviflorum*-Bastarde im Verein mit bestimmten Umweltbedingungen ausgelöst werden". Wir sehen keinen Beweis dafür, daß diese Wirkung tatsächlich besteht; sie scheint uns eine Rückkehr in die überwundenen Vorstellungen vom Primat des Kernes zu bedeuten, dem hier noch dazu die Verantwortung für mutative Prozesse im Plasmon zugeordnet wird, die gar nicht vorhanden sind.

Wir sehen also aus dem Vorstehenden, daß die Hypothese plasmonischer Mutationen als Erklärung für die bei *Epilobium* gefundenen Abänderungsvorgänge von selbst entfällt. So hat man sich allein auf die Vorstellung von der plasmonischen Heterozygotie und deren Folgen zu konzentrieren. Wenn man das tut, dann zeigen sich alle im Vorstehenden geschilderten Versuche von Harder, Brücher, Michaelis und Ross als ungemein aufschlußreich.

Die mit den Zellteilungen gegebenen Entmischungsvorgänge laufen so ab, daß dadurch zahlreiche Verschiedenheiten in der plasmonischen Wirkung zustande

kommen können. Und zu deren Beurteilung wird man gut tun, die Versuche von SONNEBORN an *Paramaecium* heranzuziehen. Es hat sich dort gezeigt, daß die für den „killer"-Fall wirksamen plasmatischen Elemente aus einzelnen Partikeln von möglicherweise sogar mikroskopischer Größenordnung bestehen. Nun setzt sich das „killer"-Phänomen aus zwei höchst verschiedenen Eigenschaften zusammen: aus der Fähigkeit, Paramaecin auszuscheiden, und aus der Resistenz des eigenen Körpers gegen die Einwirkung des Paramaecins. Es hat sich gezeigt, daß dann, wenn unter bestimmten Bedingungen in den aufeinanderfolgenden Teilungen die Anzahl der $\varkappa$-Partikel je Zelle absinkt, zuerst die Paramaecin-Ausscheidung aufhört, aber noch die Resistenz gegen die Paramaecinwirkung besteht und schließlich, wenn die Zahl noch geringer wird, schwindet auch die Resistenz. Gewiß ist der „killer"-Fall als Virose etwas abseitig, aber besonders klar übersehbar. Man kann ihn durchaus als „plasmonische Heterozygotie" definieren; denn die Zusammenarbeit des Genes K mit dem plasmatischen Faktor $\varkappa$ entspricht durchaus derjenigen von k mit der von non-$\varkappa$. Wir sehen also, daß bei der plasmonischen Heterozygotie und der anschließenden Entmischung die quantitative Abstufung eine wesentlich variablere ist als im Genom, in welchem man es — mindestens bei einfacher Heterozygotie in normalen Diploiden — stets nur mit zwei festen Beträgen zu tun hat. Mit dieser quantitativen Abstufung wird aber zugleich eine qualitative Veränderung des Phänotyps gesetzt. Sofern wir nun annehmen, daß bei der sehr viel komplizierteren plasmonischen Heterozygotie bei *Epilobium* eine größere Anzahl einzelner Elemente vorhanden sind, die sich jedes für sich in „Mischung", also im heterozygotischen Status befinden, und weiter, daß für jeden dieser durch Entmischung geschaffenen quantitativ verschiedenen Typen dieselbe Abhängigkeit der phänotypischen Ausprägung von den Quantitätsverhältnissen besteht, dann können wir die Vielgestaltigkeit und Variabilität der Resultate von HARDER über BRÜCHER zu MICHAELIS und ROSS ohne weiteres verstehen. Es kommt noch hinzu, daß die Entmischungsvorgänge auch noch auf verschiedenartige Ursachen zurückzuführen sind. Einmal besteht die Möglichkeit, daß — wie bei *Paramaecium* — unter gewissen Bedingungen die einzelnen plasmatischen bzw. plasmonischen Elemente eine verschieden große Geschwindigkeit in der Reproduktion haben, zum anderen — worauf MICHAELIS mehrfach hinweist — daß die Verteilung des Plasmas und damit auch der plasmonischen Elemente bei der Zellteilung inäqual sein kann.

Um endlich die Übersicht über die Komplikation des Gegenstandes vollends abzurunden, sei noch auf folgendes verwiesen: Der *Paramaecium*-Fall ist darum von so bestechender Einfachheit, weil abgesehen von dem sozusagen „monohybriden" Zustand des Plasmons auch noch die Nachkommen jeder einzelnen *Paramaecium*-Zelle geprüft werden können. Bei den vielzelligen Pflanzen wie *Epilobium* besteht diese Möglichkeit nicht; vielmehr lassen sich dabei nur ganze Zellkomplexe beurteilen, die ihrerseits unter Umständen auch noch — chimärenhaft — aus Zellen verschiedener plasmonischer Konstitution zusammengesetzt sein können. Es ist einleuchtend, daß bei dieser Komplikation noch keine klaren Ursachen für die Verschiedenartigkeit der Entmischungsvorgänge anzugeben sind, wie sie MICHAELIS mit großer Sorgfalt als gleitend, übergehend oder sprunghaft eintretend und in verschiedenen Endzuständen beschreibt.

Noch einige Bemerkungen seien angefügt. Mit der Verknüpfung der Vorgänge bei *Epilobium* mit dem *Paramaecium*-Fall soll keineswegs einer „Virustheorie

des Plasmons" das Wort geredet werden. Die Gemeinsamkeit beider Erscheinungen ist vielmehr allein darin zu erblicken, daß sowohl das virusähnliche $\varkappa$ als auch die Plasmone auf konstante selbstreproduzierende Eiweißpartikel zurückgeführt werden müssen und darum vergleichbare Gesetzmäßigkeiten aufweisen.

In den Experimenten von Michaelis zeigen sich die Entmischungsvorgänge eigentlich nur so an, daß „Normalisierungen" gefunden werden. Und Ross bezeichnet diese Vorgänge 1946 als „gerichtete". Obwohl Ross als Ursache dieser „Richtung" auch selektive Vorgänge annimmt, ist die Verwendung des Ausdruckes allein schon gefährlich. Unter „gerichteten Mutationen" versteht man solche, die in ihrer Entstehungsabfolge bereits eine bestimmte Tendenz enthalten. In dem Fall der „Normalisierungen" dürfte zu berücksichtigen sein, daß die Gewebeanteile, welche negative Varianten enthalten, vermutlich gar nicht mehr entwicklungsfähig sind. Sie können also möglicherweise überhaupt nicht erscheinen, so daß tatsächlich die „normalisierten" Sprosse schon eine selektionierte Kategorie darstellen. Und weiter: es wäre denkbar, daß überhaupt erst nach Beginn einer „Normalisierung" das Gewebe in den davon betroffenen Sprossen hinreichende Wachstumsintensität und Teilungshäufigkeit besitzt, um überhaupt Entmischungsvorgänge größeren Ausmaßes bewerkstelligen zu können. Daß dann die Einzelabkömmlinge dieser bereits nach normal selektionierten Sprosse wiederum normalisierte verschiedene Phänotypen darstellen, kann nicht mehr überraschen.

Daß das *Krebsproblem* mit in die Diskussion über die außerkaryotische Vererbung hineingezogen wird (Sonneborn 1947, Michaelis 1948), halten wir gerade angesichts der oben referierten Versuche für verfrüht und unzweckmäßig. Eine „genetisch" fundierte Vorstellung von der Krebsentstehung ist allein als eine Mutationstheorie möglich (vgl. Bauer 1928 und 1947). Und über die „Mutation" des Plasmons wissen wir, wie dieser Abschnitt gelehrt hat, heute praktisch noch nichts. Gerade die neuere Mutationsforschung (vgl. Oehlkers 1949) hat das höchst merkwürdige Resultat erbracht, daß auch bei dem Angriff mutagener chemischer Agenzien genau so wie bei jenem physikalischer die Kerne stark reagieren, kaum aber und wenn überhaupt, dann meist nur höchst auxiliär, die Zytoplasmen (vgl. Oehlkers und Linnert 1951). Das sollte zu besonderer Vorsicht bewegen.

4. Geschlechtsvererbung und Sterilität.

Das Thema dieses letzten Abschnittes ist der speziellen Erblichkeitsforschung zugehörig, während die ersten drei der allgemeinen entnommen sind. Es ist bezeichnend, daß es sich dabei wiederum um das Phänomen der Geschlechtsvererbung handelt; ist es doch dasselbe auch im Bereich der karyotischen Vererbung gewesen, welches als eines der ersten eine hinreichende Ausarbeitung erfuhr, so daß es sich dann in der ganzen Vielgestaltigkeit seiner genetischen und entwicklungsphysiologischen Bedingtheit kennzeichnen ließ. Auch im Bereich der außerkaryotischen Vererbung trat es früh in den Gesichtskreis der Forschung, so daß es sich auch von dieser Betrachtungsweise her als ein vielfach erschlossener Erfahrungsbereich anbietet. Wir können hier auch von diesem Gebiet, so reizvoll es sein mag, keine vollständige Darstellung geben, sondern werden unserem Vorsatz entsprechend lediglich einen Beitrag zur Klärung eines problematischen Teilstückes liefern. Als solches betrachten wir den Zusammenhang

zwischen *Geschlechtsvererbung* und Sterilität, worüber unserer Meinung nach auch in neueren Arbeiten noch grundsätzliche Verwechslungen bestehen.

Die meisten Versuche, welche das Geschlechtsproblem überhaupt angehen, sind entweder vollständig mit diözischen Objekten oder mindestens unter Einbeziehung diözischer angestellt worden und haben dann eine genetische Klärung meist auch allein der diözischen Konstitution erreicht. Erst die *Streptocarpus*-Versuche von OEHLKERS (1938—1944) dringen zum erstenmal in die Genetik der Zwittrigkeit vor, weil hier von zwittrigen Pflanzen aus in den reziprok verschiedenen Bastardserien geschlechtsunterschiedene Typen gewonnen wurden. In welchem Umfang sich daraus Einblicke in die genetische Konstitution der Zwittrigkeit gewinnen lassen und welche Zusammenhänge hier mit den von CORRENS schon früher analysierten gynodiözischen Pflanzen derselben Reihengruppe bestehen, wurde in einem erst kürzlich publizierten Vortrag genauer erörtert (OEHLKERS 1949) und kann hier fortbleiben. Das oben umgrenzte Phänomen des Zusammenhanges zwischen Geschlechtsvererbung und Sterilität, das hier allein zur Diskussion stehen soll und das sich ebenfalls nur von *Streptocarpus* her klären läßt, sei zunächst an den klassischen *Linum*-Versuchen exemplifiziert.

Im Abschnitt 1 wurde berichtet, daß die *Linum*-Versuche mit den beiden Sippen „*procumbent*" und „*tall*" folgendermaßen interpretiert wurden. Für das Zustandekommen der Pollenfertilität sind hier die Faktorenpaare *MM* oder *mm* und ein bestimmtes Plasmon notwendig. Im Plasmon von *tall* bedingen beide Paare Pollenfertilität, in dem von *procumbent* nur *MM*; *mm* reagieren darin so, daß „Sterilität" zustande kommt. Bei heterozygotischer Konstitution, also *Mm*, dominiert *M* über *m* auch bei Gegenwart des Plasmons von *procumbent*. Man könnte nun auch auf den Gedanken kommen, diese in einem bestimmten Plasmon veränderte Manifestationsweise von *mm* als eine Verschiebung der Geschlechtsbestimmung aufzufassen; denn faktisch ist die *tall*-Sippe im *procumbent*-Plasma rein weiblich, die Antheren im Androezeum fehlen und das Gynaezeum ist vollfertil. Für diese Auffassung ist es nun bedeutungsvoll, daß sich genau dasselbe Verhalten auch in einer *Streptocarpus*-Kreuzung auffinden ließ, so daß man damit eine vollständige Stufenfolge bis zu den oben schon geschilderten extremen *Str. Wendlandii-Rexii*-Kreuzungen hat.

Kreuzt man *Streptocarpus polyanthus*, eine unifoliate, ebenfalls zwittrige Form, mit *Str. Wendlandii*, dann ist die F_1 der beiden reziproken vollkommen gleich; hinsichtlich der Geschlechtsausbildung sind beide Typen normale Zwitter. Die F_2 dagegen ist verschieden: ist *Str. Wendlandii* Mutter, dann findet sich eine Spaltung nach normal zwittrigen Pflanzen und solchen, bei denen wie in der F_1 von *Wendlandii* × *Rexii* die Antheren fehlen, im Zahlenverhältnis von 3:1. Ist *Str. polyanthus* Mutter, dann sind alle Pflanzen auch der F_2 völlig zwittrig. Dasselbe ergibt sich bei der Rückkreuzung der F_2 mit dem jeweiligen väterlichen Elter, nur daß das Zahlenverhältnis der Spaltung im *Wendlandii*-Plasma nun wie 1:1 ist. Wenn man nun diese Versuche ebenso interpretieren will wie die *Str. Wendlandii-Rexii*-Kreuzungen, nämlich als Verschiebung der in der Zwittrigkeit gegebenen Balance zwischen männlicher und weiblicher Ausbildung in der Richtung nach rein weiblich, dann muß man noch fragen, warum in der reziproken Kreuzung nicht eine Verschiebung nach der männlichen konstatiert werden kann. Indessen ist einmal darauf hinzuweisen, daß ja auch in der *Str. Wendlandii-Rexii*-Kreuzung diese Verschiebung die weitaus schwächere war, so daß sie etwas deutlicher allein in der F_2 wahrzunehmen war, zum anderen, daß die Kreuzungen von *Str. grandis* und *Str. solenanthus* mit *Str. Wendlandii* noch über das Verhalten von *Str. Rexii* hinaus eine stärkere Differenz von *Str. Wendlandii* aufweisen, so daß sich bei Verwendung dieser Formen schon Weiblichkeitscharaktere am Androezeum in der F_1 mit *Wendlandii-*

Plasma ausprägen, die bei der *Rexii*-Kreuzung allein erst in der F_2 zu finden sind. So ist also deutlich, daß hier eine Stufenfolge besteht und wir die Ausprägung der „Pollensterilität" in den *Str. Wendlandii-polyanthus*-Nachkommenschaften genau so als Verschiebung der Geschlechtsausprägung durch eine veränderte Balance zwischen Genom und Plasmon anzusehen haben, wie in den *Str. Rexii-Wendlandii*-Kreuzungen.

Ganz ebenso können nun auch die alten *Linum*-Versuche von Bateson und Gairdner verstanden werden. Schon früher habe ich darauf hingewiesen, daß diese Interpretation durch die Befunde von Sansome (1936), der bei *Geranium*-Kreuzungen dasselbe fand, unterstrichen werden, ferner dadurch, daß in der ganzen Reihengruppe die Gynodiözie äußerst verbreitet ist, die man nach v. Wettsteins Interpretation auch nur auf der Basis plasmatischer Vererbung verständlich machen kann. Will man die Versuche von Correns an *Cirsium* hier mit einbeziehen, so käme dieselbe Interpretation der Zusammenarbeit genomatischer und plasmonischer Elemente in Frage (vgl. die Fußnote auf S. 222). So können wir also das Faktorenpaar *Mm* in den *Linum*-Kreuzungen mit dem AG-Komplex oder nach Hartmann mit den Geschlechtsrealisatoren, oder nach Goldschmidt mit den Weiblichkeitsfaktoren identifizieren, und die Verlagerung derjenigen von der Sippe *tall* in das Plasmon von *procumbent* bringt eine Verschiebung nach stärkerer weiblicher Ausbildung hervor, die die Entstehung von Antheren unterbindet.

Sterilitätserscheinungen, meist mit Bevorzugung des männlichen Geschlechts, sind auch bei anderen reziprok verschiedenen Bastarden gefunden und mit besonderer Eindringlichkeit bei *Epilobium* bearbeitet worden. Es fragt sich nun, ob diese ebenso interpretiert werden können wie die vorstehenden als Effekt einer veränderten Balance in der Geschlechtsbestimmung. Daß das keineswegs notwendig ist, ergibt sich schon aus der schier unerschöpflichen Fülle entwicklungsgeschichtlicher und entwicklungsphysiologischer Verschiedenheiten, die bei der Entstehung der Sterilitätserscheinungen zu konstatieren sind. Tatsächlich ist es sehr wohl denkbar, daß auf der Basis einer gegebenen Geschlechtsbestimmung mit ihrer relativ einfachen genetischen Grundlage eine größere Anzahl von akzessorischen genetischen Elementen für die Ausgestaltung der Sexualorgane und Sexualprodukte am Werke sind. Wesentlich für dieses Problem ist die zweite Fragestellung in Fritz v. Wettsteins *Linum*-Arbeit von 1946, nämlich die nach der genetischen Konstitution der sog. Ausnahmeweibchen; wir wollen im folgenden seinen Resultaten kurz nachgehen.

In ihrer Arbeit von 1929 hatte Miss Gairdner zu den inzwischen erfolgten Interpretationen Stellung genommen und gleichzeitig eine Reihe neuer Befunde mitgeteilt. Es hatten sich nämlich auch früher schon eine Reihe von Ausnahme-Pflanzen gefunden, die nun wieder einer besonderen Erklärung bedurften, und mit solchen Pflanzen befaßt sich v. Wettstein ebenfalls in seiner Arbeit von 1946. Diese Ausnahmepflanzen zeigen sich, einzelne als völlig pollensteril, andere als mehr oder weniger halbsteril, die zum Teil auch noch Selbstungen erlauben, unter Nachkommenschaften, vor allem F_3-Kombinationen, die ihrer Konstitution nach eigentlich eine genaue Klassifizierung nach normal zwittrig und weiblich (pollensteril) erlauben sollten. v. Wettstein kann unter diesen Formen zwei Typen unterscheiden, solche, die nur modifikatorisch gestört sind und solche, die eine genetische Grundlage für die abweichende Konstitution besitzen. Sie sind offenbare Folgen weiterer Spaltungen aus dem Genbestand der beiden Sippen, wobei außer dem Faktorenpaar *Mm* sich noch andere als maßgeblich für die Fertilität erweisen in höchst variierbarer Abstufung.

Während man also die wohlanalysierbaren Genpaare *MM* und *mm* durchaus mit den Geschlechtsrealisatoren identifizieren kann und ebenso wie bei *Streptocarpus* zur Herbeiführung der Zwittrigkeit eine Balance zwischen Genom und

Plasmon annehmen kann, die dann bei den beiden Sippen *procumbent* und *tall* im gleichen Ausmaß verschieden sein müßte, wie zwischen *Streptocarpus Wendlandii* und *Str. polyanthus*, ist das mit diesen durch v. WETTSTEIN analysierten akzessorischen Genen zweifellos nicht der Fall. Sie haben im normalen Geschehen offenbar irgendeine Nebenbedeutung bei der Antherenbildung oder bei der Pollenentstehung und werden im fremden Plasmon in ihrer Entfaltung gehemmt.

Ebenso als Hemmungserscheinung, nicht aber als reziproke Verschiebung des Geschlechts, interpretiert KAPPERT seine oben schon zitierten Kreuzungen mit *Aquilegia vulgaris*. Er hat, wie dort schon ausgeführt, eine männlich sterile Form von *Aquilegia vulgaris* in seinen Kulturen gefunden und diese zunächst mit *Aquilegia vulgaris* gekreuzt und als Resultat immer nur weibliche Pflanzen, also im männlichen Geschlecht sterile, erhalten. Darüber hinaus hat er solche weibliche Pflanzen aber auch mit der *Aquilegia chrysantha* gekreuzt, einer Form, welche nach SKALINSKA eine herabgesetzte Fertilität im weiblichen Geschlecht besitzt. Er erwartete ähnlich wie bei *Streptocarpus* eine Herabsetzung der Sterilität unter den daraus gewonnenen Bastarden zu finden, weil er annahm, daß das Genom von *Aquilegia chrysantha* eine stärkere männliche Tendenz besäße. Das geschah aber nicht, vielmehr erhielt er genau die gleiche Sterilität im männlichen Geschlecht unter den Artbastarden. So schließt er auf das Vorhandensein einer durch das Plasmon gegebenen Hemmung, die die Manifestation der Antheren hindert.

Diese Befunde, die bei *Linum* beide Phänomene nebeneinander erkennen lassen, leiten nun zu denjenigen Sterilitätserscheinungen hinüber, die ihrerseits vor allem bei *Epilobium* schon lange bekannt sind. Besonders genau und exakt untersucht sind die von MICHAELIS bearbeiteten Bastarde zwischen *Epilobium luteum* und *E. hirsutum*.

Werden diese beiden Arten reziprok miteinander gekreuzt, dann ist der Bastard *E. hirsutum* ♀ × *luteum* ♂ durchaus pollensteril. Die Antheren sind grünliche Schüppchen, und zur Blütezeit fehlt der Pollen vollkommen; er ist nach der normalen Meiosis zugrunde gegangen und resorbiert. Von der reziproken Kreuzung *E. luteum* ♀ × *hirsutum* ♂ wird zunächst gesagt, sie sei fertil. Das trifft insofern zu, als überhaupt normaler Pollen gebildet wird. Faktisch ist aber eine außerordentliche Verminderung im Gehalt guten Pollens gegeben. Während die Ausgangsformen, *E. hirsutum* und *E. luteum* 87 und 88% gesunden Pollen besitzen, hat der Bastard *E. luteum* × *hirsutum* nur deren 16. Bei den Rückkreuzungen mit dem jeweiligen Vater geht die Reihe mit dem *hirsutum*-Plasma schon nach wenigen Generationen ein; bedeutungsvoll ist jedoch, daß MICHAELIS immerhin noch 1—2 Generationen nach der F_1 beobachten konnte, hierbei aber nichts über eine Veränderung der Sterilität oder gar einen Umschlag in eine weibliche Ausbildung des Androezeums berichtet. Bei der reziproken Kreuzung läßt sich eine beliebige Fortsetzung der Rückkreuzungsgenerationen erreichen; somit ist der Bastard im Plasma von *E. luteum* der sehr viel wichtigere für alle Auseinandersetzungen geworden. Er existiert *E. (luteum* × *hirsutum)* × *hirsutum* × *hirsutum* ... × *hirsutum* × in sehr vielen Generationen. Bis 1938 erwähnt MICHAELIS schon die 14. Rückkreuzungsgeneration, in einer solchen von 1949 kann er auf deren 25 verweisen. Dabei werden schon in den ersten Rückkreuzungsgenerationen zunehmend Pflanzen gefunden, die im männlichen Geschlecht völlig steril waren, so daß sie in dieser Hinsicht den reziproken Bastarden gleichen. In den folgenden Generationen bleibt die Beschränkung in der Ausbildung des Pollens und das Auftreten steriler Pflanzen, wenn auch unter teilweise erheblichen Schwankungen bestehen.

Es ist also nicht zu bezweifeln, daß hier bei den *Epilobium*-Kreuzungen von MICHAELIS *die beiden Reziproken in derselben Richtung von den Ausgangsformen abweichen*, nur daß die Sterilität der beiden Bastarde in der Ausprägung quantitativ verschieden ist und daß nur einer der beiden Bastarde sich auch in Rückkreuzungsgenerationen erhalten läßt.

Aus diesen Befunden kann man nun besonders im Vergleich mit den Verhältnissen zu *Streptocarpus* folgendes schließen: Die Bedingungen der Sterilität sind

hier zweifellos *nicht* auf eine durch die Kreuzung veränderte Manifestation der Zwittrigkeit zurückzuführen, wie bei *Streptocarpus*; vielmehr handelt es sich bei der Fertilitätsbeschränkung beider Bastarde um die Wirkung akzessorischer Gene aus dem Genbestand des jeweiligen Kreuzungspartners, die in irgendeiner Weise an der Ausbildung des Androecum und der Pollenkörner beteiligt sind und nun im fremden Plasma an der Manifestation gehindert werden. Diese Sterilitätserscheinungen hier sind also ebenso bedingt wie diejenige der durch v. Wettstein analysierten „Ausnahmepflanzen" von *Linum*. Auch hier wie bei *Epilobium* sind sicherlich eine größere Anzahl von Einzelfaktoren daran beteiligt; sie ließen sich bisher im einzelnen nicht analysieren. Es sind natürlich keine „Hemmungsgene" oder „Sterilitätsfaktoren", wie man ähnliche genetische Einheiten bei anderen *Epilobium*-Bastarden wohl genannt hat. Sie ergeben in Kombination mit einem fremden Plasma eine „*Hemmungserscheinung*", über ihre Bedeutung im Ursprungsgenom und in Kombination mit dem eigenen Plasma, in welchem sie sich eben nicht als „hemmend" erweisen, kann man nur Vermutungen anstellen.

Von hier aus kann man nun rückwärts auch die älteren Resultate besonders von Schwemmle beurteilen. Auch bei den Sterilitätserscheinungen in den *roseum-parviflorum*- und *roseum-hirsutum*-Bastarden, bei denen ebenso wie bei den *luteum-hirsutum*-Bastarden beide reziproke in derselben Richtung von der normalen abweichen, handelt es sich um die veränderte Manifestation einzelner Gene, die nichts mit den Grundgenen der Geschlechtsbestimmung zu tun haben. Das kann man schon daraus schließen, daß in beiden Gegenkreuzungen zwar eine quantitative Differenz vorhanden ist, daß jedoch sowohl männliche wie weibliche Sexualorgane in ihrer Fertilität eingeschränkt sind. Interessant ist übrigens, daß die Fertilität in ein und demselben Individuum zunimmt, wenn man es zweijährig kultiviert; sie scheint also ungemein labil zu sein. Rückkreuzungsgenerationen hat Schwemmle nicht aufgezogen, so daß man nicht beurteilen kann, wie sich die Sterilitätsverhältnisse hier bei ständigem Neuzutritt des väterlichen Genoms verhalten.

Noch auf ein anderes Resultat der *Epilobium*-Arbeiten sei verwiesen: Die *luteum-hirsutum*- und ebenso die *roseum-parviflorum*-Bastarde sind in sehr vielen Merkmalen reziprok verschieden, beide Paare jedoch sind mehr oder weniger steril. Angenommen der Grad der Sterilität wäre zufällig ungefähr der gleiche gewesen und angenommen weiter, es wären sonst keine allzu einschneidenden reziproken Verschiedenheiten vorhanden gewesen, dann wäre niemand auf den Gedanken gekommen, in der Ausbildung der Sterilität bzw. des Sterilitätsgrades die Mitwirkung des Plasmons zu vermuten, sondern man hätte sich bei der Erklärung beruhigt, es handle sich um die übliche Bastardsterilität, wie sie bei Artbastarden sehr häufig vorkommt. Aber was heißt eigentlich „Bastardsterilität"? Das ist in jedem Fall zu analysieren. *Eine* Möglichkeit besteht jedenfalls darin, daß bestimmte Gene aus dem einen Genom sich im Plasmon des anderen nicht oder anders manifestieren, und das kann von beiden Seiten her dasselbe Phänomen ergeben. Ob das der Fall ist oder nicht, wird sich jeweils mit der durch Michaelis und v. Wettstein geübten Methode der ständigen Rückkreuzung mit dem väterlichen Elter klären lassen. Es ist also wahrscheinlich, daß auch bei reziprok gleichen Bastarden zwischen einigermaßen verschiedenen natürlichen Formen — es brauchen nicht immer gleich Arten zu sein — etwa Unterarten, Kleinarten

oder Standortstypen sich solche Manifestationsveränderungen auffinden und durch die Rückkreuzungsmethode klären lassen. Die heute so beliebte Populationsgenetik hat es bisher versäumt, sich dieser Frage anzunehmen. Es bedarf dazu vor allem auch Formen mit einer geringeren Chromosomenzahl als ausgerechnet *Epilobium* mit n = 18 und *Streptocarpus* mit n = 16, um ein schnelleres Homozygotwerden der Rückkreuzungsgenerationen zu ermöglichen. So steht zu vermuten, daß auch auf diesem Gebiet noch neue und wesentliche Einsichten gewonnen werden können.

Literatur.

BATESON, W., and A. F. GAIRDNER: Male sterility in flax, subject to two types of segregation. J. Genet. **11** (1921) — BAUER, K. H.: Mutationstheorie der Geschwulstentstehung, 2. Aufl. Berlin: Springer 1947. — BEUTTEL, E.: Bastardierungsversuche in der Gattung *Streptocarpus* LINDL. II. Die Heterosis bei *Streptocarpus*-Hybriden. Z. Bot. **35**, 49 (1939/40). BRÜCHER, H.: Über den Einfluß des Genoms auf die reziproken Verschiedenheiten bei Rassenkreuzungen von *Epilobium hirsutum*. Diss. Tübingen 1938. — Die reziprok verschiedenen Art- und Rassenbastarde von *Epilobium* und ihre Ursachen. I. Die Nichtbeteiligung von Hemmungsgenen. Z. Vererbungslehre **75**, 298 (1938). — Die reziprok verschiedenen Art- und Rassenbastarde von *Epilobium* und ihre Ursachen. II. Das genetisch selbständige Zellplasma als Ursache der reziproken Unterschiede. Z. Vererbungslehre **77**, 455 (1939). — Spontanes Verschwinden der Entwicklungshemmungen eines Artbastardes. Flora (Jena) N. F. **34**, 215 (1940). — CASPARI, E.: Cytoplasmic inheritance. Adv. Genet. **2** (1948). — CHITTENDEN, R. J.: Cytoplasmic inheritance in flax. J. Hered. **18**, 337 (1927). — CHITTENDEN, R. J., and C. PELLEW: A suggested interpretation in certain cases of anisogeny. Nature (Lond.) **119**, I (1927). — CORRENS, C.: Die Ergebnisse der neuesten Bastardforschung für die Vererbungslehre. Ber. dtsch. bot. Ges. **19**, 71 (1901). — Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. Z. Vererbungslehre **1**, 291 (1909). — Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung bei Distelarten. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. **20**, 448 (1916). — Über nichtmendelnde Vererbung. Verh. internat. Kongr. Vererbgswiss. **1**, 131 (1928). — Nichtmendelnde Vererbung. In Handbuch der Vererbungswissenschaften, Bd. II. Berlin: Gebrüder Bornträger 1937. — DARLINGTON, C. D.: Heredity, development and infection. Nature (Lond.) **154**, 164 (1944). — DARLINGTON, C. D., and K. MATHER: The elements of genetics, 2. Aufl. London: Allen a. Unwin Ltd. 1950. — EPHRUSSI, B.: Action de l'Acriflavine sur les Levures. Proc. 8. Internat. Congr. Gen. 1948. — Induction par l'acriflavine d'une mutation specifique chez la levure. Pubbl. Staz. zool. Napoli, Suppl. **22** (1950). — EPHRUSSI, B., and HOTTINGUER: Direct demonstration of the mutagenic action of euflavine of Baker's yeast. Nature (Lond.) **166** (1950). — EPHRUSSI, B., CHEN and HOTTINGUER: Nature génétique des mutants à déficience respiratoire de la souche B-II de la levure de boulangerie. Heredity **4**, 337 (1950). — GABELMANN, W. H.: Characteristics of the cytoplasmic factor for male sterility in maize. Genetics **35**, 665 (1950). — GAIRDNER, A. F.: Male sterility in flax. II. A case of reciprocal crosses differing in F_2. J. Genet. **21** (1929). — GOLDSCHMIDT, R.: A *Lymantria*-like casse ofe intersexuality in plants (OEHLKERS' work) and its meaning for the theory of sex determination in plants. J. Genet. **36**, 531 (1938). — HARDER, R.: Zur Frage nach der Rolle von Kern und Protoplasma im Zellgeschehen und bei der Übertragung von Eigenschaften. Z. Bot. **19**, 337 (1927). — Die Rolle des Zellplasmas bei der Übertragung von Eigenschaften. Med. Welt **1928**, Nr 40. — HARTMANN, M.: Die Sexualität. Das Wesen und die Grundgesetze des Geschlechts und der Geschlechtsbestimmung im Tier- und Pflanzenreich. Jena: Gustav Fischer 1943. — L'HÉRITIER, PH., and H. DE SCOEUX: Nature (Lond.) **157**, 729 (1946). — L'HÉRITIER, PH., et G. TEISSIER: Une anomalie physiologique héréditaire chez la Drosophile. C. r. Acad. Sci. Paris **205**, 1099 (1937). — Un mécanisme héréditaire aberrant chez la Drosophile. C. r. Acad. Sci. Paris **206**, 1193 (1938a). — Transmission héréditaire de la sensibilité au gaz carbonique chez la Drosophile. C. r. Acad. Sci. Paris **206**, 1683 (1938b). — KAPPERT, H.: Erbliche Polyembryonie bei *Linum usitatissimum*. Biol. Zbl. **53**, 276 (1933). — Untersuchungen über Plasmonwirkung bei *Aquilegia* (Gynodioecie-Heterosis-Gestalt des Sporns). Flora (Jena) N. F. **37**, 95 (1944). — KNAPP, E.: Über genetisch bedeutsame Zellbestandteile außerhalb der

Chromosomen. Biol. Zbl. **58**, 411 (1938). — Lehfeldt, W.: Über die Entstehung des Paarkernmycels bei heterothallischen Basidiomyceten. Hedwigia (Dresden) **64**, 30 (1922). — Lehmann, E.: Versuche zur Klärung der reziproken Verschiedenheiten von *Epilobium*-Bastarden. I. Der Tatbestand und die Möglichkeit seiner Klärnng durch differente Wuchsstoffbildung. Jb. Bot. **82**, 657 (1936). — Zur Genetik der Entwicklung in der Gattung *Epilobium*. Jb. Bot. **87**, 625 (1939a). — II. Mitt. Jb. Bot. **88**, 284 (1939b). — III. Die Tübinger *hirsutum*-Biotypen. Jb. Bot. **89**, 637 (1941). — IV. Das Plasmon in der Gattung *Epilobium*. A. Die Grundlagen. Jb. Bot. **89**, 687 (1941). — Michaelis, P.: Über die Beziehung von Kern und Plasma bei reziprok verschiedenen *Epilobium*-Bastarden. Z. Vererbungslehre **62**, 95 (1932). — Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. II. Die Bedeutung des Plasmas für die Pollenfertilität des *Epilobium luteum-hirsutum*-Bastardes. Z. Vererbungslehre **65**, 1 (1933). — Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. III. Zur Frage der Übertragung von Pollenschlauchplasma in die Eizelle und ihre Bedeutung für die Plasmavererbung. Planta (Berl.) **23**, 486 (1935). — Über die Konstanz des Plasmons. Z. Vererbungslehre **74**, 435 (1938). — Über den Einfluß des Plasmons auf die Manifestation der Gene. Z. Vererbungslehre **77**, 548 (1939). — Über die reziprok verschiedenen Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. I. Die reziprok verschiedenen Bastarde der *Epilobium hirsutum*-Sippe Jena. Z. Vererbungslehre **78**, 187 (1940a). — Über die reziprok verschiedenen Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. II. Über die Konstanz des Plasmons der Sippe Jena. Z. Vererbungslehre **78**, 223 (1940b). — Über die reziprok verschiedenen Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. III. Über die genischen Grundlagen der im Jena-Plasma auftretenden Hemmungsreihe. Z. Vererbungslehre **78**, 295 (1940c). — Über die reziprok verschiedenen Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. V. Über die Bedeutung der Genquantität für die Manifestation reziproker Unterschiede. Z. Vererbungslehre **80**, 429 (1942a). — In welcher Weise sind an der Manifestation der im Jena-Plasma auftretenden Entwicklungstendenz die Gene dieser Sippe beteiligt? Z. Vererbungslehre **80**, 454 (1942b). — Experimentelle Untersuchungen über die geographische Verbreitung von Plasmon-Unterschieden und der auf diese Unterschiede empfindlichen Gene, sowie deren theoretische Bedeutung für das Kern-Plasma-Problem. Biol. Zbl. **62**, 170 (1942c). — Untersuchungen an reziprok verschiedenen Artbastarden bei *Epilobium*. I. Über Bastarde verschiedener Sippen der Arten *E. hirsutum* mit *E. parviflorum* bzw. *E. montanum*. Flora (Jena) **137**, 1 (1943). — Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. VII. Vergleichende Untersuchungen über das Plasmon der *hirsutum*-Sippe Jena und der ihr ähnlichen Plasmone. Z. Vererbungslehre **82**, 343 (1948a). — Über einige Abänderungen an reziprok verschiedenen *Epilobium hirsutum*-Bastarden. Z. Vererbungslehre **82**, 197 (1948b). — Zur Theorie der Krebsentstehung. Z. Krebsforschg **56**, 165 (1948c). — Prinzipielles und Problematisches zur Plasmavererbung. Biol. Zbl. **68**, 173 (1949). — Über Abänderungen des plasmatischen Erbgutes. Z. Vererbungslehre **83**, 36 (1949/51). — Michaelis, P., u. D. Bakker: Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. VIII. Vergleichende Untersuchungen über das Plasmon mehrerer *E. hirsutum*-Sippen, die bei reziproken Kreuzungen Unterschiede der Pollenfertilität zeigen. Z. Vererbungslehre **82**, 384 (1948). — Michaelis, P., u. K. Michaelis: Über die Konstanz des Zytoplasmons bei *Epilobium*. Planta (Berl.) **35**, 467 (1948). — Michaelis, P., u. H. Ross: Untersuchungen an Artbastarden bei *Epilobium*. II. Über Abänderungen an reziprok verschiedenen und reziprok gleichen *Epilobium*-Artbastarden. Flora (Jena) N. F. **37**, 24 (1944). — Oehlkers, F.: Bastardierungsversuche in der Gattung *Streptocarpus* Lindley I. Z. Bot. **32**, 305 (1938). — Bastardierungsversuche in der Gattung *Streptocarpus* Lindley III. Ber. dtsch. bot. Ges. **58**, 76 (1940). — Bastardierungsversuche in der Gattung *Streptocarpus* Lindley IV. Z. Bot. **37**, 158 (1941). — Über Erbträger außerhalb des Zellkerns. Ber. naturforsch. Ges. Freiburg i. Br. **39**, 83 (1943—1949). — Mutationsauslösung durch Chemikalien. Sitzgsber. Heidelbg. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., 9. Abh. **1949**. — Oehlkers, F., u. G. Linnert: Weitere Untersuchungen über die Wirkungsweise von Chemikalien bei der Auslösung von Chromosomenmutationen. Z. Vererbungslehre **83**, 429 (1951). — Renner, O.: Eiplasma und Pollenschlauchplasma bei den Oenotheren. Z. Vererbungslehre **27**, 235 (1922). — Die Scheckung der *Oenothera*-Bastarde. Biol. Zbl. **44**, 309 (1924a). — Vererbung bei Artbastarden. Z. Vererbungslehre **33**, 317 (1924b). — Die pflanzlichen Plastiden als selbständige Elemente der genetischen Konstitution. Ber. Math.-physikal. Kl. Sächs. Akad Wiss. Leipzig **86**, 241 (1934). — Zur Kenntnis der nichtmendelnden Buntheit der Laubblätter. Flora (Jena) N. F. **30**, 218 (1936). — Renner, O., u. W. Kupper:

Artkreuzungen in der Gattung *Epilobium*. Ber. dtsch. bot. Ges. **39**, 201 (1921). — Rhoades, M.: Cytoplasmic inheritance of male sterility in *Zea mays*. Sci. **73**, 340 (1931). — The cytoplasmic inheritance of male sterility in *Zea mays*. J. Genet. **27**, 71 (1933). — Rhoades, M. M.: Genic induction of an inherited cytoplasmic difference. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **29**, 327 (1943). — Ross, H.: Über die Verschiedenheiten des dissimilatorischen Stoffwechsels in reziproken *Epilobium*-Bastarden und die physiologisch-genetische Ursache der reziproken Unterschiede. I. Die Aktivität der Peroxydase in reziproken *Epilobium*-Bastarden der Sippe Jena. Z. Vererbungslehre **79**, 503 (1941). — Über die Verschiedenheiten des dissimilatorischen Stoffwechsels in reziproken *Epilobium*-Bastarden und die physiologisch-genetische Ursache der reziproken Unterschiede. IV. Die verschiedene Ausbildung der reziproken Unterschiede in tageslängen-abhängigen und anderen Wuchsformen und die modifikativen Enthemmungen. Z. Vererbungslehre **82**, 98 (1948a). — Über die Verschiedenheiten des dissimilatorischen Stoffwechsels in reziproken *Epilobium*-Bastarden und die physiologisch-genetische Ursache der reziproken Unterschiede. V. Über die Peroxydaseaktivität in gehemmten und enthemmten Wuchsformen reziproker *Epilobium*-Bastarde mit der *hisutum*-Sippe Jena. Z. Vererbungslehre **82**, 187 (1948b). — Sansome, F. W.: Some experiments with *Geranium* species. J. Genet. **33**, 359 (1936). — Schwemmle, J.: Die Klärung der reziproken Verschiedenheit der Bastarde zwischen *Epilobium parviflorum* und *E. roseum* auf Grund hydrobiologischer Untersuchungen ihrer Sterilitätserscheinungen. Bibl. Bot. **1927**, H. 95, 19. — Plastiden und Genmanifestation. Flora (Jena) N. F. **37**, 61 (1944). — Schwemmle, J., u. Mitarb.: Genetische und zytologische Untersuchungen an Eu-Oenotheren I—VI. Z. Vererbungslehre **75**, 358 (1938). — Skalinska, M.: Etudes sur la stérilité partielle des hybrides du genre *Aquilegia*. 5. Internat. Kongr. Vererbgswiss. Berlin 1927. — Sur les causes d'une disjonction non typique des hybrides du genre *Aquilegia*. Acta Soc. Bot. Poloniae **5**, 141 (1928). — Sonneborn, T. M.: Development and inheritance of serological characters in variety 1 of *Paramecium aurelia*. Genetics **28** (1943). — Exchange of cytoplasm at conjugation in *Paramecium aurelia*, var. 4. Anat. Rex. **89** (1944). — Recent advances in the genics of *Paramecium* and *Euplotes*. Adv. Gen. **1** (1947). — A new genetic mechanism and its relation to certain types of cancer. Quart. Bull. Indiana Univ. Med. Center **9**, No 3 (1947). — Symposium on plasmagenes, genes and characters in *Paramecium aurelia*. Introduction. Amer. Naturalist **1948**. — Beyond the gene. Amer. Scientist **37** (1949). — The cytoplasm in heredity. Heredity **4** (1950). — Sonneborn, T. M., and Lesuer: Antigenic characters in *Paramecium aurelia:* Determination, inheritance and induced mutations. Amer. Naturalist 1948. — Wettstein, F. v.: Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. I. Z. Vererbungslehre **33**, 1 (1924a). — Über Fragen der Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen. Naturwiss. **12** (1924b). — Kreuzungsversuche mit multiploiden Moosrassen. II. Biol. Zbl. **44** (1924c). — Gattungskreuzungen bei Moosen. Z. Vererbungslehre **33**, 253 (1924d). — Über plasmatische Vererbung sowie Plasma- und Genwirkung. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. **250** (1926). — Über plasmatische Vererbung und über das Zusammenwirken von Genen und Plasma. Ber. dtsch. bot. Ges. **46**, 32 (1928a). — Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. II. Leipzig: Gebrüder Bornträger 1928b. — Über plasmatische Vererbung sowie Plasma und Genwirkung. II. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. **250** (1930). — Über plasmatische Vererbung und das Zusammenwirken von Genen und Plasmon. In Wissenschaftliche Woche Frankfurt, Bd. I, Erbbiologie. Leipzig: Georg Thieme 1934. — Die genetische und entwicklungsphysiologische Bedeutung des Zytoplasmas. Z. Vererbungslehre **73**, 349 (1937). — Untersuchungen zur plasmatischen Vererbung. I. *Linum*. Biol. Zbl. **65**, 149 (1946). — Wettstein, F. v., u. K. Pirschle: Über die Wirkungen heteroplastischer Pfropfungen und die Übertragung eines Gen-bedingten Stoffes durch Pfropfung bei *Petunia*. Biol. Zbl. **58**, 123 (1938). — Winkler, H.: Über die Rolle von Kern und Protoplasma bei der Vererbung. Z. Vererbungslehre **33**, 238 (1924).

Band 84 **Inhalt** 3. Heft

Seite

HADORN, E., H. BURLA, H. GLOOR und F. ERNST, Beitrag zur Kenntnis der *Drosophila*-Fauna von Südwest-Europa. Mit 26 Textabbildungen 133

BURLA, H., und H. GLOOR, Zur Systematik der *Drosophila*-Arten Südwest-Europas. Mit 4 Textabbildungen 164

MARQUARDT, H., Die Auslösung von Chromosomenmutationen in der Meiosis durch tiefe Temperatur 169

AEPPLI, E., Natürliche Polyploidie bei den Planarien *Dendrocoelum lacteum* (MÜLLER) und *Dendrocoelum infernale* (STEINMANN). Mit 31 Textabbildungen 182

OEHLKERS, FR., Neue Überlegungen zum Problem der außerkaryotischen Vererbung. 213

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Warenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Aufnahmebedingungen.

Der Inhalt der Arbeit soll dem Gebiet der allgemeinen oder speziellen Genetik, der Cytogenetik, der Grenzfragen der Entwicklungsphysiologie und Genetik, der biophysikalischen Grundlagen der Genetik oder der experimentellen Evolutionsforschung angehören. Arbeiten aus den angewandten Gebieten der Tier- und Pflanzenzüchtung oder der Humangenetik werden nur aufgenommen, wenn die Ergebnisse auch für die Grundlagenforschung wichtig sind.

Die eingereichten Manuskripte müssen völlig druckfertig sein. Der Verlag übernimmt **Korrekturkosten** nur bis zur Höhe von 10% der Satzkosten. Die Manuskripte sind so kurz und übersichtlich wie möglich zu fassen. Außer der deutschen Sprache kann auch eine der anderen drei Kongreßsprachen verwendet werden.

Die für Petitsatz vorgesehenen Manuskriptteile sind am Rande mit einem senkrechten Strich und Hinzufügung des Buchstabens p zu kennzeichnen.

Autorennamen sind im Manuskript mit großen Buchstaben zu schreiben oder doppelt zu unterstreichen.

Lateinische Tier- und Pflanzennamen, Gensymbole und mathematische Formeln sollen *kursiv* gedruckt werden und sind im Manuskript gewellt zu unterstreichen ebenso weitere Hervorhebungen im laufenden Text. Gesperrter Druck wird nicht ausgeführt.

Literaturhinweise sind im Text durch den Namen des Autors mit der Jahreszahl der Veröffentlichung, z. B. SAX 1947, anzuführen; am Schluß der Arbeit ist ein nach Autorennamen alphabetisch geordnetes Literaturverzeichnis zu geben, welches Titel der Arbeit, Titel der Zeitschrift, Bandzahl, Seitenzahl und Jahreszahl enthält; z. B.: SAX, K.: Temperature effects on X-ray induced chromosome aberrations. Genetics **32**, 75 (1947).

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, zu bevorzugen sind durch Strichätzung reproduzierbare Figuren. Diagramme sind als Bleistiftzeichnungen einzureichen. Abbildungsbeschriftungen sind ebenfalls nur mit Bleistift anzugeben. Die Abbildungen sind getrennt vom Text auf besonderem Bogen einzureichen. Die Abbildungsunterschriften gehören dagegen zum Text und sind dem Manuskript beizugeben.

Physiologische Chemie

Ein Lehr- und Handbuch für Ärzte, Biologen und Chemiker

Hervorgegangen aus dem Lehrbuch der Physiologischen Chemie

von

Olof Hammarsten

In zwei Bänden

Soeben erschien:

Erster Band

Die Stoffe

Herausgegeben von

B. Flaschenträger

Alexandria

unter Mitwirkung von

E. Lehnartz

Münster i. Westf.

Bearbeitet von D. Ackermann, G. Blix, H. Bredereck, P. Brigl†, A. Butenandt, K. Felix, B. Flaschenträger, F. Flury†, K. Freudenberg, K. Gemeinhardt, W. Grassmann, Chr. Grundmann, F. Holtz, E. Klenk, F. Knoop†, H. Kraut, W. Kuhn, H. Müller, Th. Ploetz, F. Schneider, G. Schramm, W. Siedel, T. Thunberg, J. Trupke, R. Weidenhagen, A. Weischer, K. Zeile. Mit 93 Textabbildungen. VIII, 1600 Seiten. 1951.

Ganzleinen DM 198.—

Inhaltsübersicht:

Einleitung. Von F. Knoop†. — **Physikalisch-chemische Grundlagen biologischer Vorgänge.** Von W. Kuhn. I. Allgemeines über Atom- und Molekülbau sowie Radioaktivität und Röntgenstrahlen. II. Äußere Elektronenhülle in Atomen und Molekülen. III. Chemische Thermodynamik, chemisches Gleichgewicht. IV. Elektrische Potentiale, Elektrolyte. V. Grenzflächen der Zelle und ihre Eigenschaften. Va. Durchlässigkeit von Membranen und Membrangleichgewichte. Vb. Oberflächenspannung. VI. Kolloidaler Zustand. VII. Die Zelle als physikalisch-chemisches System. — **Die anorganischen und organischen Bau-, Betriebs- und Schlackenstoffe.** Einteilung der Stoffe. Zusammensetzung des Menschen. Von B. Flaschenträger. I. Wasser. Von F. Holtz.— II. Mineralstoffe. Von F. Holtz und B. Flaschenträger. — III. Kohlenhydrate: Zucker und Verwandte. Von P. Brigl† und Th. Ploetz. Polysaccharide. Von Th. Ploetz und K. Freudenberg. — IV. Fette und Lipoide (Lipide): Die eigentlichen Fette. Phosphatide. Zuckerhaltige Lipoide. Wachse und andere Fettgemengteile. Von E. Klenk. Steroide. Von A. Butenandt und G. Schramm. Carotinoide. Von Chr. Grundmann. — V. Eiweißstoffe und ihre Abbaustufen: Einleitung. Von W. Grassmann. Aminosäuren und Peptide. Von W. Grassmann, F. Schneider und J. Trupke. Eiweißstoffe. Von G. Blix, K. Felix, W. Grassmann und J. Trupke. Tierische Basen. Von D. Ackermann. — VI. Purin- und Pyrimidinverbindungen. Von H. Bredereck: Purine. Pyrimidine. Vitamin B_1, Aneurin. Pterine. Nucleinsäuren. Nucleinsäurespaltende Fermente (=Nucleasen). — VII. Pyrrolfarbstoffe: Blutfarbstoffe, Häminfermente und Zellhämine, natürliche Porphyrine. Von K. Zeile. Gallenfarbstoffe. Von W. Siedel. Blattfarbstoffe. Prodigiosin. Von K. Zeile. — VIII. Enzyme: Allgemeiner Teil. Von W. Grassmann und J. Trupke. Spezieller Teil. Von W. Grassmann, H. Kraut, H. Müller, Th. Ploetz, T. Thunberg, R. Weidenhagen und A. Weischer. — IX. Anhang: Tierische Gifte. Von F. Flury† und K. Gemeinhardt. — Namen- und Sachverzeichnis. Von J. Trupke.

Etwa ein Jahr nach Ausgabe des ersten Bandes wird der zweite Band:

Physiologische Chemie der Lebensvorgänge und Organe

erscheinen.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Diesem Heft liegen 2 Prospekte des Springer-Verlages, Berlin - Göttingen - Heidelberg, bei.

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg. — Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg.
Printed in Germany.